

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

ROBERT HOFFSTETTER

Première thèse :

LES

MAMMIFÈRES PLÉISTOCÈNES

DE LA

RÉPUBLIQUE DE L'ÉQUATEUR

Deuxième thèse :

TRAITS GÉOLOGIQUES GÉNÉRAUX

DU TERRITOIRE DE LA RÉPUBLIQUE DE L'ÉQUATEUR

soutenues le 13 novembre 1950 devant la Commission d'examen.

MM. JACOB. *Président.*

PIVETEAU . . } *Examineurs.*
JUNG }

PARIS

AU SIÈGE DE LA SOCIÉTÉ GÉOLOGIQUE DE FRANCE

28, RUE SERPENTE (VI^e)

—
1952

LES MAMMIFÈRES PLÉISTOCÈNES
DE LA RÉPUBLIQUE DE L'ÉQUATEUR

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen..... M. A. CHATELET.

PROFESSEURS

G. JULIA..... T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	H. CARTAN..... T	Mathématiques générales.
A. DENJOY..... T	Théorie des fonctions.	SCHARFFER..... T	Physiologie des fonctions.
L. LUTAUD..... T	Géographie physique et Géologie dynamique.	LAFFITTE..... T	Chimie (P. C. B.).
E. DARMOIS..... T	Enseignement de Physique.	FAVARD.....	Calcul des Probabilités et Physique-Mathém.
Robert LÉVY. . . T	Physiologie comparée.	COULOMB..... T	Physique du Globe.
Henri VILLAT.... T	Mécanique des fluides et applications.	M ^{lle} COUSIN..... T	Biologie an. (P. C. B.).
Ch. JACOB..... T	Géologie.	CHRÉTIEN.....	Chimie (P. C. B.).
P. PASCAL..... T	Chimie générale.	P. DRACH.....	Zoologie.
M ^{me} RAMART-LUCAS..... T	Chimie organique.	KASTLER.....	Physique.
FOCH..... T	Mécanique physique et expérimentale.	CHATELET..... T	Arithmétique et théorie des nombres.
PAUTHENIER..... T	Électrotechnique générale.	EPHROSSI..... T	Génétique.
DE BROGLIE..... T	Théories physiques.	WURMSER..... T	Biologie physico-chimique.
JOB..... T	Chimie générale.	BAUER..... T	Chimie-Physique.
PRENANT..... T	Anatomie et Histologie comparées.	RIVIÈRE.....	Géologie (P. C. B.).
COMBES..... T	Physiologie végétale.	GAUTHERET.....	Biologie végétale (P. C. B.).
GARNIER..... T	Géométrie supérieure.	LUCAS.....	Physique.
PÉRÈS..... T	Mécanique rationnelle.	A. THOMAS.....	Évolution des êtres organisés.
HACKSPILL..... T	Chimie minérale.	ARNULF.....	Optique appliquée.
LAUGIER..... T	Physiologie générale.	MAX MOHAND. . .	Physique.
TOUSSAINT..... T	Technique Aéronautique.	SOLEILLET.....	Physique.
M. CURIE..... T	Physique (P. C. B.).	FORTIER..... T	Mécanique expérimentale des fluides.
G. RIBAUD..... T	Hautes températures.	DANJON..... T	Astronomie.
CHAZY..... T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.	FROMAGEOT..... T	Chimie biologique.
CROZE..... T	Physique théorique et Physique céleste.	LAPORTE..... T	Physique générale et Radioactivité.
DUPONT..... T	Théories chimiques.	JANET.....	Mathématiques générales.
VALIRON..... T	Calcul différentiel et Calcul intégral.	PETIT..... T	Biologie maritime.
BARRABÉ..... T	Géologie structurale et Géologie appliquée.	QUENEY..... T	Météorologie et dynamique atmosphérique.
VAVON..... T	Analyse et mesures chimiques.	GALLIEN.....	Biologie animale (P. C. B.).
G. DARMOIS..... T	Calcul des probabilités et Physique mathématique.	EICHHORN.....	Biologie végétale (P. C. B.).
J. BOURGART. . . T	Géographie physique et Géologie dynamique.	DE CUGNAC.....	Biologie végétale (P. C. B.).
AUBEL..... T	Chimie biologique.	M ^{lle} CAUCHOIS. . .	Chimie-Physique.
M ^{me} JOLIO-CURIE T	Physique générale et Radioactivité.	THELLIER.....	Physique du Globe
PLANTEFOL..... T	Botanique.	AUDUBERT.....	Électrochimie.
CABANNES..... T	Recherches physiques.	L'HÉRITIER.....	Génétique.
GRASSÉ..... T	Évolution des êtres organisés.	GRIVET..... T	Radio-électricité.
PRÉVOST..... T	Chimie organique.	PONCIN.....	Mécanique des fluides.
BOULIGAND..... T	Application de l'analyse à la géométrie.	THIRY..... T	Mécanique appliquée.
CHAUDRON..... T	Chimie appliquée.	DUBREIL.....	Mathématiques générales.
WYART..... T	Minéralogie.	QUELET.....	Chimie (P. C. B.).
TEISSIER..... T	Zoologie.	CAGNIARD.....	Géophysique appliquée.
MANGENOT..... T	Biologie végétale.	CHAMPETIER.....	Chimie appliquée.
P. AUGER..... T	Physique quantique et relativité.	CUVILLIER.....	Géologie structurale et Géologie appliquée.
MONNIER.....	Physiologie générale.	JUNG.....	Pétrographie.
PIVETEAU..... T	Géologie.	TRILLAT.....	Physique (P. C. B.).
ROCARD..... T	Physique.	WIEMANN.....	Chimie (P. C. B.).
		LICHNEROWICZ..	Mathématiques.
		JACQUINOT.....	Physique (P. C. B.).
		VASSY.....	Physique de l'atmosph.
		DESTOUCHES.....	Théories physiques.

Secrétaire..... CH. MONIER.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

ROBERT HOFFSTETTER

Première thèse :

LES

MAMMIFÈRES PLÉISTOCÈNES

DE LA

RÉPUBLIQUE DE L'ÉQUATEUR

Deuxième thèse :

TRAITS GÉOLOGIQUES GÉNÉRAUX

DU TERRITOIRE DE LA RÉPUBLIQUE DE L'ÉQUATEUR

soutenues le 13 novembre 1950 devant la Commission d'examen.

MM. JACOB..... *Président.*

PIVETEAU.. } *Examineurs.*
JUNG..... }

PARIS

AU SIÈGE DE LA SOCIÉTÉ GÉOLOGIQUE DE FRANCE

28, RUE SERPENTE (VI^e)

1952

22/54



LES MAMMIFÈRES PLÉISTOCÈNES DE LA RÉPUBLIQUE DE L'ÉQUATEUR

AVANT-PROPOS

La présente étude est le fruit d'un séjour de plus de quatre ans en Équateur. Elle a été réalisée dans le Laboratoire de Paléontologie, que j'avais reçu la mission de créer à l'École Polytechnique nationale de Quito. Lorsque j'y suis arrivé, en 1946, comme professeur d'une Mission universitaire française, il n'existait dans le pays aucune collection paléontologique digne de ce nom. Le matériel décrit par les anciens auteurs provenait en général de missions temporaires, lesquelles étaient retournées à leurs pays d'origine en emmenant leurs récoltes pour les y étudier ou les confier à des spécialistes. Localement je n'ai rencontré que quelques rares pièces, la plupart sans mention de provenance, dans diverses Institutions d'enseignement : Université centrale, Institut Mejía, Collège militaire de Quito, Collège Benigno Malo de Cuenca, Collège Simón Bolívar de Tulcán, Musée municipal, Faculté des Sciences, Philosophie et Lettres de Guayaquil.

Quelques pièces très importantes, entre autres le matériel de T. Wolf et les types de *Masthodon Chimborazi* PROAÑO et de *Bunolophodon postremus* SPILLMANN, existaient cependant il y a quelques années à l'Université centrale de Quito. Elles ont malheureusement disparu lors de l'incendie de décembre 1929. Je n'ai pu en sauver que quelques éléments qui avaient été entreposés après le sinistre dans les caves de l'Institution, et qui se trouvaient mélangés avec les matériaux les plus divers.

En dehors des quelques restes précédents, le premier matériel intéressant que j'ai eu entre les mains correspond à la collection Spillmann. Celle-ci avait été déposée par son auteur à l'Ambassade d'Allemagne, où elle a été confisquée par le Gouvernement équatorien lors de la dernière guerre. Après un séjour dans les caves du Ministère de l'Éducation nationale, elle a été finalement remise au Laboratoire de Paléontologie de l'École Polytechnique nationale.

Mais la grosse masse du matériel étudié dans le présent travail provient de mes propres fouilles ou de celles de mes collaborateurs. J'ai à cet effet exploré une grande partie du pays, principalement la zone littorale et la région andine, l'une et l'autre depuis la frontière de la Colombie jusqu'à celle du Pérou. Pour quiconque connaît personnellement l'Équateur, il n'est pas besoin de décrire les difficultés de telles recherches sur le terrain. Dans un pays où les altitudes s'étagent de 0 à 6.300 m, où les latitudes sont comprises entre 1° 30' N et 5° S, où les jeunes reliefs sont coupés par des gorges escarpées parfois infranchissables, où les terres basses sont généralement couvertes par la forêt vierge avec des cours d'eau comme seule voie de pénétration, où la route est rare et difficile, où le chemin de fer se réduit pratiquement à une ligne longitudinale incomplète ... il est facile d'imaginer que les conditions de travail sont autres que celles que nous connaissons en Europe. Les longs déplacements ne s'y effectuent pratiquement que par avion, quelquefois par bateau le long des côtes. Quelques courses peuvent se faire en voiture. Mais les

moyens de transport obligatoires sont finalement la mule, la pirogue, le radeau ... et les jambes de l'explorateur. Et je ne parlerai ni des difficultés locales des gisements, où la récolte d'un fossile est parfois un exploit acrobatique, ni des prouesses que représente le transport de gros ossements ou de pièces fragiles à travers mille obstacles. Il n'est pas besoin d'ajouter qu'au total ces difficultés sont un piment de plus pour la recherche, et que je garde de cette expérience un souvenir inoubliable.

Les résultats de ces fouilles sont importants. Rien qu'en ce qui concerne les Vertébrés fossiles, il existe à présent à l'École Polytechnique de Quito plusieurs milliers de pièces dûment numérotées, cataloguées et déterminées, et pour lesquelles les locaux disponibles sont absolument insuffisants. Si un jour prochain le pays consent à faire l'effort nécessaire pour créer un véritable Musée national où pourront être mises en valeur ces collections et celles qui ont été constituées dans d'autres branches, l'Équateur pourra, dans ce domaine, prétendre à une place enviable parmi les pays sud-américains les plus développés scientifiquement.

Cependant, si les galeries d'exposition n'ont pu encore prendre leur forme définitive, il faut souligner que les collections constituées ont été le noyau autour duquel, progressivement, s'est développé un Laboratoire qui, pour modeste qu'il soit, a au moins le mérite d'être actif, et de pouvoir compter sur un personnel réduit, mais dévoué et enthousiaste.

Pour l'étude du matériel, le premier obstacle a été la constitution d'une bibliothèque spécialisée. Mais, grâce à l'effort local, grâce aussi à l'aide de la France et de diverses Institutions d'Amérique, un bon nombre de travaux fondamentaux ont été réunis. Il va sans dire cependant que de nombreuses lacunes n'ont pu encore être comblées. De sorte que j'ai dû effectuer quelques mises au point en France, où j'ai pris mes principales sources d'informations au Muséum national d'Histoire naturelle et à la Sorbonne.

La seconde difficulté a été la réunion et la préparation de matériel de comparaison. La collection d'ostéologie comparée est en bonne voie, grâce à la direction compétente de M. G. Orcés et au travail minutieux de M^{lle} J. Olalla. Mais pratiquement tout reste encore à faire pour la constitution d'une collection générale, ou simplement sud-américaine, de Paléontologie. Heureusement j'ai pu profiter de divers voyages pour visiter les collections de l'American Museum ; de plus, une récente tournée culturelle dans plusieurs pays d'Amérique du Sud, où j'ai été aidé par la France et par la Casa de la Cultura Ecuatoriana, m'a permis d'effectuer quelques comparaisons dans les principales collections du continent.

Je dois exprimer mes remerciements d'abord aux Institutions et aux personnes qui ont rendu possible la récolte du matériel. La plupart des expéditions ont été financées par la Escuela Politécnica Nacional et par la Casa de la Cultura Ecuatoriana, lesquelles, dans un milieu où la recherche scientifique est trop souvent méconnue, ont su comprendre son intérêt et sa nécessité, et la favoriser dans la mesure de leurs moyens. Les assistants du Laboratoire, principalement C. Carrillo, E. Vorbeck et Cl. Reyes (aujourd'hui professeur adjoint) ont participé efficacement aux expéditions ; et même le dernier a, à son actif, un bon nombre de fouilles qu'il a dirigées lui-même et qui ont produit un matériel de première importance.

Je ne pourrai citer toutes les aides locales que j'ai reçues au cours de ces recherches sur le terrain. Il convient de mentionner spécialement les noms du D^r I. Kaplan, de l'abbé S. Haro, de l'Ingénieur E. Putsch, des D^{rs} J. et A. Castillo et de MM. C. Chiriboga, S. Orbe, J. Noroña, J. Vareles, A. Costales, M. Manciatte, etc.

Pour le travail de Laboratoire, j'ai trouvé dans la personne de mon collègue G. Orcés, professeur de Zoologie, un collaborateur et un conseiller inappréciable auquel je dois des renseigne-

ments précis sur des questions de sa spécialité. Dès à présent et pour n'avoir pas à le citer à chaque pas, je dois prévenir que la plus grande partie des passages concernant la nomenclature et la répartition des animaux actuels ont été traités sur la base de ses informations souvent inédites, ou des sources qu'il m'a indiquées.

J'ai eu recours aussi à mes collègues W. Sauer, géologue, et J. Martelly, physicien, pour résoudre des problèmes de Géologie et de Biométrie. Par ailleurs, Don Luciano Andrade Marin, ancien directeur de l'École Polytechnique, a été pour moi une source féconde de renseignements d'ordre historique, dont je n'ai utilisé d'ailleurs qu'une faible part, pour ne pas dilater exagérément cet aspect pourtant si intéressant.

En ce qui concerne la documentation bibliographique, qui posait souvent des problèmes insolubles localement, je crains d'avoir abusé de la complaisance de mes correspondants, principalement le Dr G. G. Simpson de l'American Museum de New York, le Dr A. Cabrera de La Plata, M. L. Kraglievich jun. du Musée de Buenos-Aires, M. H. Fuenzalida du Musée national de Santiago, etc. Je dois aussi faire une mention spéciale du Centre de Coopération scientifique pour l'Amérique Latine de l'UNESCO et de son chef le Dr A. Establier, dont l'efficace activité porte des fruits chaque jour plus substantiels.

Je me fais également un devoir d'exprimer mes remerciements aux Institutions ainsi qu'à leur direction et à leur personnel scientifique, qui m'ont permis de visiter leurs collections et d'effectuer des comparaisons avec le matériel équatorien : American Museum of Natural History, New-York (Dr G. G. Simpson, Dr E. H. Colbert); Servicio Geológico Nacional, Bogotá (Dr J. Royo y Gómez); Museo J. Prado, Lima (Dr J. Vellard); Museo Tiahuanacu, La Paz (M. L. Hertzog, Dr M. Liendo); Museo Nacional, Santiago (M. H. Fuenzalida); Museo Rivadavia, Buenos-Aires (Dr A. E. Riggi, M. L. Kraglievich); Museo de La Plata (Dr E. J. Mac Donagh), Museo Nacional, Montevideo (Dr E. Cordero); Museo del Instituto Geológico, Montevideo (Dr R. Méndez-Alzola); Museu Nacional, Rio de Janeiro (M^{lle} Heloisa Torres, Dr G. de Paula Couto); Divisão de Geologia e Mineralogia, Rio de Janeiro (Dr I. L. Price); Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. En outre, le Dr J. T. Gregory, du Peabody Museum de la Yale University, New Haven, m'a aimablement communiqué des moulages et photographies de pièces importantes trouvées en Équateur par le Dr G. E. Lewis.

Enfin à Paris, où a été terminé ce travail, j'ai profité largement des richesses du Muséum national d'Histoire naturelle, en particulier dans les Laboratoires de Paléontologie, d'Anatomie comparée et de Mammalogie. Je dois souligner tout spécialement l'amabilité avec laquelle M. le Professeur C. Arambourg et MM. J. Anthony et J. Dorst m'ont offert leur précieux concours. A la Sorbonne j'ai toujours trouvé une aide sans réserve auprès de MM. les Professeurs Ch. Jacob et J. Piveteau, à qui j'exprime ici toute ma gratitude.

L'illustration de ce travail est l'œuvre d'un groupe de jeunes Équatoriens, MM. Cl. Reyes, E. Vorbeck, V. Rivadeneira et E. Chamorro, qui y ont apporté un enthousiasme, une abnégation et une conscience auxquels je dois rendre hommage. La Casa de la Cultura Ecuatoriana a pris à sa charge l'exécution des photographies, qui a été confiée à M. Jahn de Quito.

Je présente enfin tous mes remerciements à la Société géologique de France, à la Casa de la Cultura Ecuatoriana et à l'Université de Paris, qui ont rendu possible la publication de cet ouvrage; et aussi à toutes les personnes de bonne volonté qui, en mon absence, ont accepté la tâche ingrate de la préparation du manuscrit et de la correction des épreuves, tout spécialement M^{lles} Cintract et Signeux au Muséum et M^{me} Haumont à la Société géologique de France.

ABRÉVIATIONS

COLLECTIONS CONSULTÉES OU CITÉES

- AEC : Anglo Ecuadorian Oilfields Ltd., Ancón (Ecuador).
AM : American Museum of Natural History, New York.
F : AM : Collection Ch. Frick.
CBMC : Colegio Benigno Malo, Cuenca (Ecuador).
CMEA : Colegio Militar Eloy Alfaro, Quito (Ecuador).
CSG : Colegio de San Gabriel, Carchi (Ecuador).
CT : Colegio Simón Bolívar, Tulcan (Ecuador).
DGMR : Divisão de Geologia e Mineralogia, Rio de Janeiro (Brasil).
EPN : Escuela Politécnica Nacional, Quito (Ecuador).
FCG : Facultad de Ciencias, Filosofía y Letras, Guayaquil (Ecuador).
INM : Instituto Nacional Mejía, Quito (Ecuador).
LAM : Los Angeles Museum (California).
MBA : Museo Rivadavia = Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires (Argentina).
MJPL : Museo Javier Prado, Lima (Perú).
MLP : Museo de La Plata (Argentina).
MMG : Museo Municipal de Guayaquil (Ecuador).
MNM : Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid (España).
MNS : Museo Nacional de Ciencias Naturales, Santiago (Chile).
MP : Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
MPA : Laboratoire d'Anatomie Comparée.
MPM : Laboratoire de Mammalogie.
MPP : Laboratoire de Paléontologie.
MRJ : Museu Nacional, Rio de Janeiro (Brasil).
MT : Museo Nacional Tiahuanacu, La Paz (Bolivia).
PMYU : Peabody Museum, Yale University, New Haven (Conn.).
SGB : Servicio Geológico Nacional, Bogotá (Colombia).
UC : Universidad Central, Quito (Ecuador).
UCG : Gabinete de Geología.
UCZ : Gabinete de Zoología.
USNM : United States National Museum, Washington.

L'indication qui suit éventuellement ces abréviations indique le numéro de la collection.

MESURES

Les chiffres ordinaires concernant les mesures sont exprimés en millimètres, sauf indication contraire.
La lettre « a » placée derrière un de ces chiffres indique que la mesure n'est qu'approximative.

DENTS

Les différentes catégories de dents de la dentition définitive sont représentées par des symboles I, C, P, M ; les dents de lait par Di, Dc, Dp. Les numéros d'ordre sont placés en haut ou en bas selon qu'il s'agit de dents supérieures ou inférieures ; sur la ligne dans le cas où le symbole concerne indifféremment les dents des deux mâchoires. Les lettres *g* et *d* qui suivent ces abréviations signifient gauche et droite.

L'interprétation des premières dents molariformes des Mastodontes spécialisés est encore discutée ; elles ont été désignées ici comme des dents de lait.

En ce qui concerne les Édentés, les dents ont reçu le symbole M, sans vouloir prétendre qu'il s'agit dans tous les cas de véritables molaires. La numération commence avec la première dent existante.

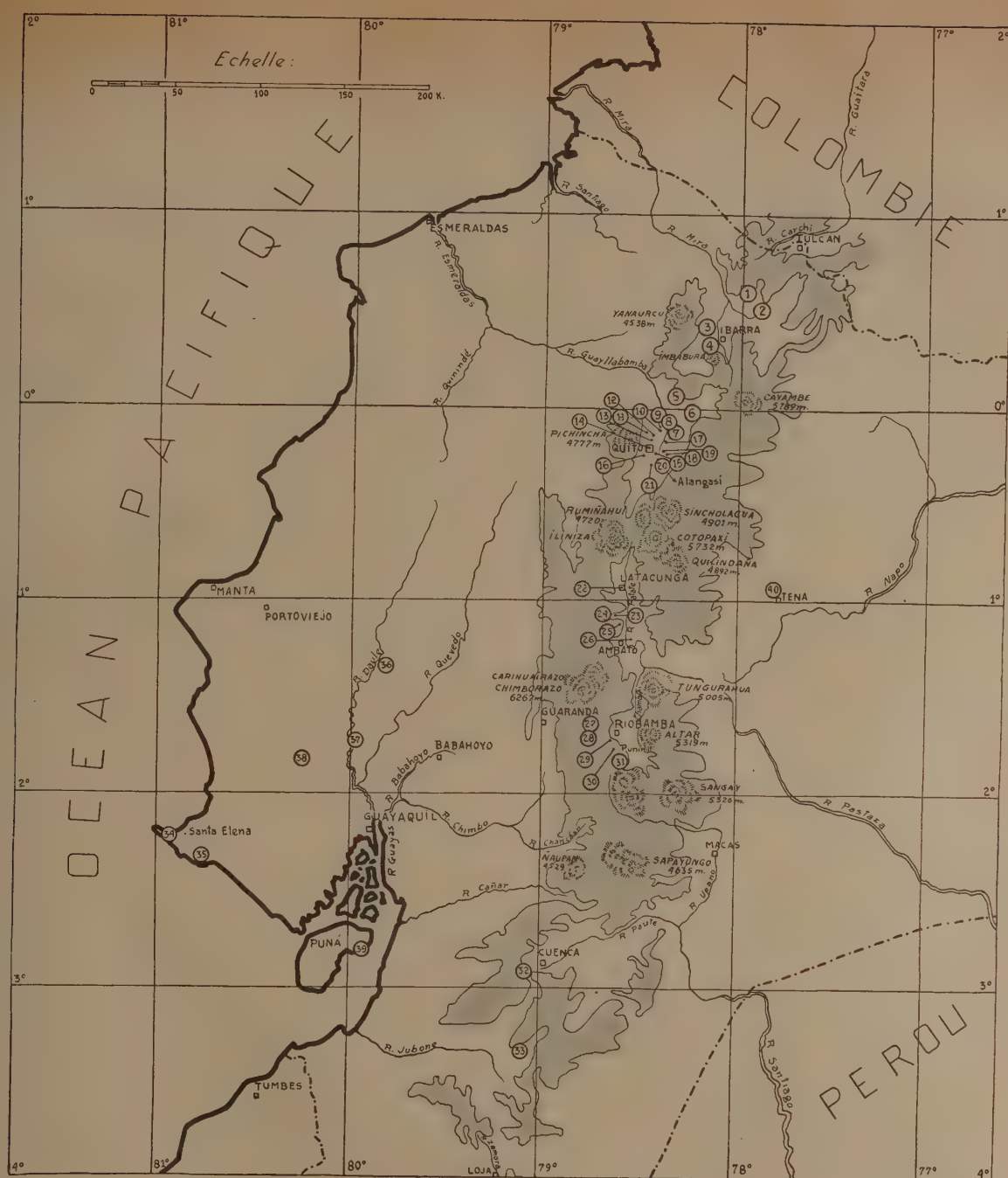


FIG. 1. — Carte de l'Équateur et des gisements de Mammifères pléistocènes.

Gisements. Région interandine (du N au S) : 1 à 33. — Occidente : 34, 35, péninsule de Santa Elena, 36 à 39, bassins du Daule et du Guayas. Oriente : 40, bassin amazonien. Les parties grisées correspondent aux cotes supérieures à 3.000 m.

HISTORIQUE

La trouvaille d'ossements fossiles n'est pas chose rare sur le territoire de l'actuelle République de l'Équateur, ou de l'ancien *Reino de Quito*. On les rencontre en particulière abondance en trois zones privilégiées : au Sud de Riobamba au pied des monts de Licto ; à l'Est de Quito autour de l'ancien volcan Ilaló ; et sur la côte Pacifique, dans la péninsule de Santa Elena.

De tels restes n'ont pas manqué d'attirer l'attention des populations indigènes, bien avant l'arrivée des Espagnols. Et leurs proportions inusitées ne pouvaient que confondre l'imagination, dans un continent où rien dans la faune actuelle ne permettait de se faire une idée, même approximative, de ce qu'avait pu être un Mastodonte ou un *Megatherium*. De là des légendes, qui ont trait à une ancienne race de géants, et que l'on retrouve un peu partout, mais qui est particulièrement vivace en ce qui concerne la péninsule de Santa Elena.

Ces traditions ont été soigneusement recueillies et commentées par les anciens auteurs, y compris les premiers chroniqueurs. Pedro Cieça de Leon (*La Crónica del Perú*, 1553) aurait vu lui-même les ossements de la péninsule de Santa Elena, et sa relation constitue apparemment la première publication concernant les Vertébrés fossiles sud-américains. On peut citer également, parmi les écrivains de la fin du xvi^e et du début du xvii^e siècles : Padre Joseph de Acosta (*Historia Natural y Moral de las Indias*), Antonio Vázquez de Espinosa (*Compendio y Descripción de las Indias Occidentales*), Inca Garcilaso de la Vega (*Comentarios Reales del Perú*), Antonio de Herrera y Tordesillas (*Decadas de las Indias*), Fr. Gregorio García (*Origen de los Indios del Nuevo Mundo*), Fr. Juan de Torquemada (*Monarquía Indiana*), etc... Tous admettent que des géants seraient venus d'au delà les mers et auraient débarqué à Santa Elena, où abondent les restes de leurs ossements.

Localement, on trouve la même interprétation de « las osamentas de desmedida magnitud que se hallan en la Punta de Santa Elena », dans le *Compendio Histórico de la Provincia de Guayaquil*, imprimé à Madrid en 1741, et dans un *Dictamen* écrit à Guaranda en 1790 par le colonel Josef del Corral y Marro, Corregidor de la province de Chimbo et Guaranda.

Parmi les historiens locaux, le Padre Juan de Velasco mérite une mention spéciale. Il a consacré à ces géants de longues discussions dans son *Historia del Reino de Quito* (t. I : *Historia Natural*), écrite en 1789, mais qui n'a été imprimée qu'en 1841-44, puis en 1946. L'auteur y part en guerre contre « les incrédules, principalement les philosophes, qui n'ont pu nier l'existence réelle des cadavres des géants américains, mais qui, malgré l'évidence, ont voulu les baptiser avec les noms grandioses d'Hippopotames, d'Éléphants et de Mammouths ». Il décrit en détail les caractères et les mœurs de ces géants dont la taille est estimée à 8 varas (6,70 m). Il en signale les restes rencontrés en abondance dans la péninsule de Santa Elena. Enfin, il apporte son propre témoignage au sujet de la trouvaille faite en 1735 à Riobamba (il s'agit de l'ancien Riobamba détruit en 1797, sur l'emplacement duquel existe aujourd'hui le bourg de Cajabamba), d'un squelette complet « cuyas canillas tenían las dos varas completas, y cuyo cuerpo todo fué reputado en más de 32 palmas o más de 8 varas ». Le monstre aurait été rencontré dans un énorme sépulcre, au milieu des ossements de plus de 4.000 guerriers indiens dont les restes impressionnèrent tellement la population indigène que le Corregidor donna l'ordre de brûler toute la

trouvaille. Et le narrateur de conclure, ironique, que les 4.000 Indiens, qui trouvèrent probablement la mort dans une guerre contre les Puruhayes, n'avaient certainement pas élu pour capitaine un Mammoth, ou quelque monstre marin bipède, comme l'était ce géant...

Toujours selon le P. Velasco, la taille gigantesque de ces anciens habitants de l'Amérique du Sud peut se juger à l'échelle des œuvres qu'il leur attribue: il s'agirait, par exemple, des statues et monuments connus à Tiahuanacu, à Manta, dans la péninsule de Santa Elena, et aussi dans l'île de Pâques !..

Déjà au XVIII^e siècle commence l'ère des grands voyages scientifiques en Amérique du Sud, mais les esprits ne sont pas encore orientés vers les questions paléontologiques. De sorte que ni les Académiciens français, Ch. M. de La Condamine, P. Bouguer et L. Godin, ni les officiers espagnols J. Juan et A. de Ulloa qui les accompagnèrent dans la mesure de l'arc de méridien équatorial (1736-1742), ne mentionnent la recherche ou la trouvaille d'ossements fossiles.

La première pièce qui ait franchi la frontière du pays en direction de la vieille Europe, pour y être étudiée scientifiquement, est une dent de Mastodonte, trouvée par A. de Humboldt en 1802 « près du volcan d'Imbaburra, au royaume de Quito, à 1.200 toises de hauteur ». Elle est arrivée entre les mains de G. Cuvier qui, en 1806, en a fait le type de son « Mastodonte des Cordilières ». Par la suite, la pièce n'a pas reçu moins de quatre noms d'espèce (*hyodon*, *rhomboides*, *cordillerarum* et *Andium*, sans compter les diverses déformations de chacun d'eux) et de huit désignations génériques (*Mastotherium*, *Mastodon*, *Tetrabelodon*, *Dibelodon*, *Anancus*, *Cordillerion*, *Cuvieronius* et *Bunolophodon*). C'est dire combien de discussions elle a provoquées, motivées par chacun des travaux sur les Mastodontes sud-américains, discussions qui ne sont d'ailleurs pas encore closes puisque j'ai récemment montré [Hoffstetter, 1950b] que la dent en question pourrait bien appartenir à un neuvième genre. Nous reviendrons sur ce point. Qu'il nous suffise pour l'instant de rappeler que ce fossile, dont la correcte interprétation est fondamentale et peut retentir sur toute la nomenclature des Mastodontes sud-américains, correspond au *Mastodon Andium* des auteurs et au *Cuvieronius hyodon* (FISCHER) des spécialistes modernes.

Encore que peu probable, il n'est pas impossible qu'une autre dent de Mastodonte, également due à Humboldt, et que G. Cuvier a figurée comme « Mastodonte humboldtien », provienne également de l'Équateur. Son origine, qui serait selon Cuvier [1806] « La Conception du Chili, par les 37° de Latitude Sud », est en effet douteuse puisque Humboldt n'a jamais atteint cette ville. De sorte que certains auteurs ont supposé qu'il pourrait s'agir en réalité de La Concepción en Équateur (les localités de ce nom abondent dans tous les pays de langue hispanique !). Cependant il faut noter que les précisions publiées par Cuvier du vivant de Humboldt n'ont provoqué aucune rectification de la part de ce dernier. Suivant en cela A. Cabrera, nous admettrons donc comme plus probable l'hypothèse selon laquelle le type du Mastodonte humboldtien provient bien du Chili et que, si Humboldt ne l'a pas récolté lui-même, il a pu lui être donné au cours de son voyage en Amérique du Sud. Nous verrons que ce n'est pas là un simple point de détail, car l'espèce, mal définie, demande à être interprétée sur la base de topotypes, lesquels exigent une connaissance certaine de la provenance du type.

Plus d'un demi-siècle passe sans qu'on enregistre d'autres découvertes paléontologiques en Équateur. C'est alors, en 1859, qu'un autre explorateur M. Wagner, récolte des os fossiles dans une petite quebrada du páramo de Sisgún, au pied SE du Chimborazo, à une altitude de 11.287 pieds parisiens (soit 3.342 m selon W. Reiss). Ces pièces, rapportées en Bavière, y font l'objet d'une étude et d'une communication de A. Wagner à l'Académie royale des Sciences de

Munich, le 21 juillet 1860. L'auteur y signale un atlas de *Mastodon Andium* CUVIER. Il attribue un grand humérus à un Gravigrade qu'il nomme *Callistrophus priscus* gen. et sp. nov.; ce nouveau genre, considéré par son auteur comme voisin de *Myiodon*, a été placé avec réserves par K. Zittel (*Handbuch*) dans la synonymie de *Platyonyx* et par H. Winge [1915, p. 293] dans celle de *Scelidotherium*; nous verrons qu'il s'agit plus vraisemblablement d'un *Glossotherium*. Enfin A. Wagner rapporte de nombreuses dents et des fragments d'os à un Cheval fossile, qu'il désigne comme *Equus fossilis Andium* subsp. nov., sans pouvoir y reconnaître aucune différence avec l'*Equus fossilis* d'Europe. Toutes ces nouvelles désignations constituent, bien entendu, des *nomina nuda*, la dernière seule ayant été arrachée de l'oubli grâce à une nouvelle description effectuée par W. Branco vingt-trois ans plus tard.

Aucun écho de ces premières observations scientifiques ne semble avoir été perçu en Équateur où, il est vrai, les naturalistes ont toujours été une rareté. Le premier esprit curieux qui, à cette époque, ait prêté quelque attention aux Vertébrés fossiles, est le médecin M. Villavicencio, qui a laissé une œuvre notable dans le domaine de la Géographie (*Geografía de la República del Ecuador*, New-York, 1858), mais qui, en outre, a montré un intérêt méritoire pour toutes les Sciences naturelles, puisqu'il est l'auteur de la première tentative d'un Musée de ce type à Quito. Malheureusement il n'a pas fait connaître ses observations paléontologiques et le matériel qu'il a récolté ne lui a probablement pas survécu. On en trouve à peine une mention dans son discours de réception à l'Académie Nationale de Quito (8 sept. 1864, publié en 1865). Il y signale de belles récoltes de fossiles effectuées dans la quebrada de Guaslán près de Riobamba; et la trouvaille d'une molaire de Mastodonte à Alangasí, chose admirable pour lui, car, au moment de la récolte, « ces grands fossiles n'avaient été rencontrés que dans les régions polaires et jamais sous l'Équateur ». Remarquons, à ce propos, que M. Villavicencio signale précisément, dès 1864, les deux zones les plus fossilifères de la Sierra équatorienne, dont nous aurons à nous occuper.

Vers la même époque, J. Orton, à l'occasion de son voyage à travers les Andes et l'Amazone, signale pour la première fois le fameux gisement de Punín, au S de Riobamba. Dans son livre *The Andes and the Amazone* (New-York, 3 éditions : 1870, 1871 et 1876), il donne du gisement une description remarquablement précise dans sa concision (p. 154), et il y signale la présence d'un Mastodonte et d'espèces éteintes de Cheval, de Cerf et de Lama : c'est-à-dire des éléments les plus caractéristiques de cette faune quaternaire.

En 1870, le géologue T. Wolf est appelé par le Président G. García Moreno pour faire partie des professeurs de la première Escuela Politécnica, destinée à remplacer une Université inefficace. Dès 1870-71, il fait une abondante récolte de Vertébrés fossiles dans la quebrada de Chalán, la plus riche de celles de Punín. Il publie un peu plus tard [Wolf, 1875, p. 155] un aperçu de cette faune où il signale les formes suivantes : *Mastodon Andium* HUMB., *Equus Quitensis* nov. sp., *Cervus Chimborassi* nov. sp., *Cervus Riobambensis* nov. sp. et *Dasypus magnus* nov. sp. Il s'agit encore de *nomina nuda* sans descriptions ni figures. Et le fait est d'autant plus grave que les types, déposés par la suite au Musée de l'Université de Quito reconstituée, n'y reçurent aucune attention; de sorte que, au cours de sa visite en 1903, H. Meyer n'en a rien retrouvé. Ce n'est que par miracle qu'en 1949 j'ai pu rencontrer, au milieu d'un matériel hétéroclite, quelques pièces qui appartiennent au *Dasypus magnus*, ce qui m'a permis de l'étudier et de le placer dans le genre *Propraopus* dont il sera question plus loin.

Environ à la même époque, en 1871-73, W. Reiss et A. Stübel, venus pour étudier les volcans de l'Équateur, effectuent des récoltes et quelques achats de Vertébrés fossiles, dont les gisements

ont été décrits par W. Reiss [1883]. Il s'agit principalement de Punín et surtout de la quebrada de Chalán. Mais en outre, A. Stübel a exploré la partie septentrionale du pays : à Alangasí, près de l'hacienda del Retiro, il a récolté des fragments de bois de Cerf; plus au N, à Cotocollao, il a acheté une dent de Mastodonte sans pouvoir obtenir de précisions sur le gisement; enfin à Malchinguí, au S du volcán Mojanda, il a obtenu une branche mandibulaire de Mastodonte avec deux dents en place. A ces gisements du couloir interandin s'ajoutent quelques indications sur la vallée du río Daule, dans la région occidentale : une branche mandibulaire et divers os des membres d'un Mylodontidé ont été récoltés près de Santa Rita, non loin de Santa Lucía; de plus, dans la même vallée, W. Reiss [1883, p. 13, note 1] signale des dents de Mastodonte rencontrées près de l'hacienda Chonana.

Ce matériel, déposé au Kgl. Museum für Naturkunde de Berlin, a été étudié en Allemagne et il a fait l'objet d'une belle monographie de W. Branco [1883], qui demeure jusqu'à présent le travail de base sur la faune fossile de l'Équateur. L'auteur attribue au Mylodontidé du río Daule, qu'il ne figure pas, le nom de *Myloodon* sp. et le rapproche du « *Myloodon* » *robustus* de Owen. Il est probable qu'il s'agit en réalité de l'espèce décrite ici comme *Glossotherium tropicorum* sp. nov. En ce qui concerne la faune de la Sierra et principalement de Punín, il y distingue les espèces suivantes, en regard desquelles je place les noms qui leur sont attribués dans le présent travail :

Equus Andium (A. WAGNER) BRANCO.

Protauchenia Reissi gen. et sp. nov.

Cervus sp. 1.

Cervus sp. 2.

Cervus sp. 3.

Cervus cf. *chilensis* GAY.

Mastodon Andium CUVIER.

Machairodus cf. *neogaeus* (LUND).

Equus (*Amerhippus*) *Andium* WAGNER-BRANCO, subgénotype.

Palaeolama Reissi (BRANCO).

Odocoileus sp.

Odocoileus peruvianus (GRAY).

?*Hippocamelus* sp.

Agalmaceros Blicki (FRICK), génotype.

Haplomastodon Chimborazi (PROAÑO), et ? *Cuvieronius hyodon* (FISCHER).

Smilodon sp.

Le travail est remarquable pour l'époque, surtout si l'on considère le faible matériel dont disposait l'auteur. Il faut y souligner particulièrement la description du Cheval et celle du Camélidé, qui occupent d'ailleurs la plus grande partie du texte et des planches. Cependant, en ce qui concerne l'âge de cette faune, W. Branco a cru à tort pouvoir la considérer comme contemporaine de celles de Tarija (Bolivie) et du Pampéen inférieur de l'Argentine. Comme je l'ai déjà signalé à maintes reprises, elle est certainement plus moderne et se place dans le dernier Interglaciaire.

En route pour la forêt amazonienne, A. Simson fait une courte visite au gisement de Punín. Il lui consacre un petit paragraphe dans son livre, *Travels in the Wilds of Ecuador*, Londres, 1886 (p. 20), où il dit avoir observé des os de Mastodontes, une espèce éteinte de Cheval, deux espèces de Cerfs et d'autres animaux, en grandes quantités.

L'œuvre monumentale de T. Wolf, *Geografía y Geología del Ecuador*, fruit de son long séjour dans ce pays, a été terminée à Dresde et apparaît à Leipzig en 1892. On y trouve, p. 373, la liste des gisements de la Sierra explorés par lui ou par ses prédécesseurs (Humboldt, M. Wagner, Reiss et Stübel), et les espèces qui y ont été signalées par lui et par Branco; mais il n'y ajoute aucune description nouvelle. De plus [p. 286-287], il signale les gisements côtiers de Santa Lucía, Balzar (vallée du río Daule) et surtout Santa Elena, où il mentionne l'existence de Mastodontes et de Chevaux. Il attribue ces restes, comme ceux de la Sierra, à *Mastodon Andium* et à *Equus*

Andium. Nous verrons qu'il s'agit en réalité de deux types bien distincts, *Haplomastodon* (*Aleamastodon*) *guayasensis* sp. nov. et *Equus* (*Amerhippus*) *Santae-Elenae* (SPILLMANN).

La dernière découverte capitale du XIX^e siècle a été faite par le chanoine J. F. Proaño, le 8 novembre 1894, dans la quebrada de Chalán. Il s'agit d'un squelette de Mastodonte, très différent du classique « *Mastodon Andium* » auquel les auteurs avaient jusqu'alors rapporté indifféremment tous les restes des Proboscidiens fossiles de l'Équateur. La tête, qui a été figurée par la suite, et aussi une partie du squelette, ont été acquises par l'Université centrale de Quito, où H. Meyer [1907, p. 298 et 408] en fait mention lors de sa visite en 1903. Mais tout ce matériel a été perdu lors de l'incendie de décembre 1929. Il n'est cependant pas impossible que quelques vertèbres, deux humérus et un fragment de radius, sauvés du désastre et qui portent la provenance de Chalán, aient appartenu à ce squelette qui n'a jamais été monté. La trouvaille, qui faisait connaître pour la première fois un animal andin à allure de *Stegomastodon*, mais dont l'étude scientifique n'a été faite que beaucoup plus tard, a donné lieu à de nombreuses publications sur lesquelles nous reviendrons. Je n'en donnerai ici qu'un rapide aperçu. Dès 1894, J. F. Proaño a publié sur ce « Mastodonte del Chimborazo », comme il le nomme, des articles parus dans la presse et les revues locales, et aussi une notice imprimée avec photographies, que P. Rivet, alors membre de la 2^e Mission géodésique française en Équateur, a communiquée à M. Boule. En 1903, la revue française *Cosmos* publie un article sur cette découverte, qui est considérée comme un *Mastodon Andium*. H. Meyer [1907, p. 408] cite la même trouvaille sous le même nom. Plus tard M. Boule [1920, p. 70-71], dans sa Faune de Tarija, lui consacre un paragraphe et attribue le spécimen à *Mastodon Humboldti*. Une nouvelle notice due à J. F. Proaño, de nouveau avec une photographie, mais cette fois avec un nom latin, *Masthodon Chimborazi*, est insérée dans une publication de 1922 que J. Aráuz a tirée de l'oubli en 1950. Enfin c'est sur le même spécimen que F. Spillmann a créé, en 1928 et 1931, son espèce *Ayorae*, placée par lui dans le genre *Tetrabelodon* puis *Bunolophodon*. Ces dernières publications ont conduit A. Cabrera [1929b], à l'inclure parmi les *Stegomastodon*, tandis que H. F. Osborn [1936], dont la conception du Mastodonte humboldien de Cuvier était différente, la plaçait dans le genre *Cuvieronius*. C'est encore sur la même espèce que j'ai créé le sous-genre *Haplomastodon* [Hoffstetter, 1950b]. Mais des observations ultérieures me conduisent à en faire un genre particulier. De sorte que l'espèce est ici désignée comme *Haplomastodon Chimborazi* (PROAÑO).

En 1903, H. Meyer, accompagné de R. Reschreiter, consacre plusieurs mois à l'étude des glaciers équatoriens. Il profite d'une journée libre pour effectuer une rapide visite à Punín, et ramène avec lui ses récoltes en Allemagne, où elles sont déposées à l'Institut paléontologique de l'Université de Leipzig. Une étude, assez sommaire, en est faite par F. Etzold et en partie par M. Schlosser. La relation du voyage est donnée par H. Meyer [1907, p. 408-411] et les résultats de l'étude paléontologique apparaissent en appendice dans la même œuvre [p. 528-538, fig. 118-119, pl. 37]. F. Etzold n'ajoute que peu de chose sur les espèces déjà décrites par W. Branco : *Equus Andium*, *Protauchenia Reissi*, *Cervus* sp., *Mastodon* sp. Il signale cependant, pour la première fois dans la Sierra, un « scaphoïde gauche » de « *Myloodon* sp. » (d'après M. Schlosser), qui correspond en réalité à un lunaire droit et appartient certainement à *Glossotherium* (*Oreomyloodon*) *Wegneri* (SPILLM.) ; et aussi une mandibule de Carnivore, sans dents, qu'il suppose être un Méliné mais qui pourrait bien représenter le *Dusicyon culpaeus* cf. *Riveti* (TROUESSART) signalé dans ce travail.

Il convient de mentionner ici deux découvertes importantes signalées par E. Clavery, Ministre de France à Quito, dans *la Nature* (1925). Il s'agit d'abord de quelques restes d'un « *Myloodon* »,

en particulier un crâne (le premier rencontré dans la Sierra équatorienne), trouvés au N de Coto-collao et qui ont été l'objet d'une brève note du Père Jouanen. Les restes, déposés au collège des Jésuites de la localité, sont à présent en assez triste état; ils appartiennent à *Glossotherium* (*Oreomyodon*) *Wegneri*. D'autre part, E. Clavery signale la trouvaille effectuée vers la même époque par E. Maulme, à Santa Elena, d'un crâne de Mastodonte en fort bon état. Mais cette pièce exceptionnelle n'a pu être retrouvée et n'a jamais été étudiée ni figurée, ce qui est particulièrement regrettable car on ne connaît pas encore de crâne complet de l'espèce du littoral.

Durant cette même décennie, les trouvailles se multiplient. En particulier l'American Museum envoie plusieurs missions en Équateur. Une mandibule d'un grand Rongeur, trouvée par M. Cerrasco au voisinage de Nabón (S de Cuenca), est communiquée à l'American Museum, où H. E. Anthony [1922] la décrit sous le nom de *Drytomomys aequatorialis* gen. et sp. nov.

Peu de temps après, en 1923, H. E. Anthony lui-même explore la quebrada de Chalán pour l'American Museum. En 1925, il décrit sommairement le gisement et mentionne les éléments faunistiques déjà décrits, en particulier le Cheval (*Equus andium*), le Mastodonte (*Dibelodon andium*), le Camélidé (*Protauchenia*) et le Smilodonte (*Smilodon* sp.). Il y ajoute, mais sans les décrire, un Édenté (*Mylodon* sp.), un Ursidé (*Arctotherium* sp.), un Cervidé, un Canidé et des représentants des genres actuels *Sylvilagus*, *Oryzomys*, etc... Il est regrettable que ces dernières pièces n'aient pas été au moins figurées, car certaines sont citées ici pour la première et unique fois, et n'ont pas été confirmées par des trouvailles ultérieures. C'est au cours de la même expédition que G. H. H. Tate a extrait de la quebrada de Chalán le fameux « crâne de Punín », étudié par L. R. Sullivan et M. Hellman [1925]; selon ces auteurs, c'est un *Homo sapiens*, mais il présente d'évidents caractères australoïdes. Il a été trouvé sans connexion directe avec la faune classique de Punín, et, bien que H. E. Anthony envisage leur contemporanéité comme possible, il y a toute probabilité pour que le crâne humain soit postglaciaire, tandis que les Mammifères éteints correspondent au dernier Interglaciaire.

Vers la même époque, F. Spillmann arrive en Équateur et y demeure jusqu'à ce qu'en 1941 il soit obligé de quitter le pays à la suite de la guerre contre le Pérou. Comme je l'ai déjà dit, le plus gros de sa collection, déposée à l'Ambassade d'Allemagne, a finalement été confiée à l'École Polytechnique de Quito. A partir de 1927, il effectue des fouilles, d'abord dans les gisements de la Sierra, en particulier : Chalán (seul ou avec J. C. Blick et Ch. Falkenbach de l'American Museum, déc. 1930) ; Alangasi (seul ou avec M. Uhle, 1928, Jaime Ribadeneira D., etc...) ; Río Chiche, Llano Chico, Latacunga. En 1934-36, il séjourne à la Carolina, dans le campement pétrolier, et y fait une ample moisson de matériel fossile. Il visite également l'île de Puná où il récolte quelques pièces.

Ses premières œuvres sont d'abord des déclarations à la presse [Anonymes, 1928], puis des publications propres [Spillmann, 1929a, b] qui ont trait à la découverte du « Mastodonte préhistorique d'Alangasi ». En 1931 paraît un travail plus détaillé, où il passe en revue la faune quaternaire de la Sierra équatorienne. Il y décrit ou signale les formes suivantes, en face desquelles j'indique le nom que je leur attribue ici :

Mylodon Wegneri sp. nov.

Mylodon robustus punini subsp. nov.

Subfossile *Mylodonten* aus Alangasi.

Megatherium sp.

Dasypus fossilis.

Glossotherium (*Oreomyodon*) *Wegneri* (SPILLM.)
redécrit.

id.

id.

Megatheriidae gen. et sp. indet.

nomen nudum, probablement *Propraopus magnus*
(WOLF), redécrit.

Palaeotapeti Jordani gen. et sp. nov.
Palaeoodoileus Abeli gen. et sp. nov.
Palaeoodoileus gracilis sp. nov.
Palaeoodoileus Antonii sp. nov.
Protomazama aequatorialis gen. et sp. nov.

Protauchenia Reissi BRANCO.
Neohippus andium BRANCO.
Hippidium Jijoni sp. nov.
Machairodus neogaeus LUND.

Pristinofelis chimborazi gen. et sp. nov.
Mustélide cf. *Mustela auriventris*.
Canidé cf. *Canis magalanicus*.
Bunolophodon Ayorae sp. nov.
Bunolophodon postremus sp. nov.

Sylvilagus andinus (THOMAS) (subrécent).
Odocoileus peruvianus (GRAY) cf. *ustus* (TROUESSART), (les lectotypes) et possiblement *Agalmaceros Blicki* (FRICK).
Odocoileus peruvianus cf. *ustus* (TROUESSART).
Odocoileus peruvianus juv. (le lectotype) et *Agalmaceros Blicki* juv. (le paralectotype).
Palaeolama Reissi (BRANCO).
Equus (*Amerhippus*) *Andium* WAGNER-BRANCO.
id.
Panthera (*Jaguaris*) *onca andina* subsp. nov. et peut-être *Smilodon* sp.
Felis (*Puma*) *platensis* AMEGHINO.
non retrouvé.
possiblement *Dusicyon* sp.
Haplomastodon Chimborazi (PROAÑO).
id.

Dans une publication postérieure, parue en 1938, le même auteur établit une classification très personnelle, en vérité assez fantaisiste, des gisements de Vertébrés fossiles de l'Équateur et il prétend y reconnaître cinq espèces de « *Neohippus* », dont quatre nouvelles, d'après la morphologie de leur dernière prémolaire supérieure ; il convient d'observer dès à présent que les figures sont notablement différentes des exemplaires originaux. Toujours sous la même forme, et me limitant aux Mammifères, j'indique ci-après les listes publiées et les modifications que j'y apporte :

a) GISEMENT DE CHALAN. 1^{re} PÉRIODE GLACIAIRE.

Bunolophodon ayorae SPILLM.
Machairodus neogaeus LUND.

Neohippus andium BRANCO.
Protauchenia reissi BRANCO.
Protomazama aequatorialis SPILLM.
Palaeoodoileus abeli SPILLM.
Palaeoodoileus gracilis SPILLM.
Palaeoodoileus antonii SPILLM.
Palaeotapeti jordani SPILLM.
Megatherium sp.
Glyptodon sp.
Myiodon wegneri SPILLM.
Pristinofelis chimborazi SPILLM.

b) GISEMENT DU RÍO CHICHE. — INTERGLACIAIRE.

Bunolophodon sp. nov.
Neohippus martinei sp. nov.
Protauchenia sp. nov.
Palaeoodoileus sp. nov.
Megatherium sp.
Myiodon sp.

c) GISEMENT DE SANTA ELENA. — PÉRIODE INTERMÉDIAIRE DE LA CÔTE (équivalent à b).

Silvilagus.
Vespertilio.

a) PUNINIEN. — 3^e INTERGLACIAIRE de W. Sauer.

Haplomastodon Chimborazi (PROAÑO).
Panthera (*Jaguaris*) *onca andina* subsp. nov. et *Smilodon* sp.
Equus (*Amerhippus*) *Andium* WAGNER-BRANCO.
Palaeolama Reissi (BRANCO).

Odocoileus peruvianus cf. *ustus* (TROUESSART) (les lectotypes) et *Agalmaceros Blicki* (FRICK).
Odocoileus peruvianus cf. *ustus* (TROUESSART). (subrécent) *Sylvilagus andinus* (THOMAS).
non retrouvé.
possiblement *Propraopus magnus* (WOLF).
Glossotherium (*Oreomyiodon*) *Wegneri* (SPILLM.)
Felis (*Puma*) *platensis* AMEGHINO.

b) CHICHÉEN. — probablement 2^e INTERGLACIAIRE de W. Sauer.

? *Haplomastodon* sp.
Equus (*Amerhippus*) *Martinei* (SPILLM.) redécrit.
Palaeolama crassa sp. nov.
Cervidarum gen. et sp. indet.

non retrouvés.

c) CAROLINIEN (PLÉISTOCÈNE SUPÉRIEUR) (équivalent probablement à a, d, e).

non retrouvés.

- Mastodon*. *Haplomastodon* (*Aleamastodon*) *guayasensis* subgen. et sp. nov.
- Megatherium*. { *Eremotherium carolinense* SPILLM. et *Eremotherium elenense* (HOFFST.).
- Myloodon*. *Scelidotherium Regesi* sp. nov.
- Neohippus santae elenae* sp. nov. *Equus* (*Amerhippus*) *Santae-Elenae* (SPILLM.) redécrit.
- d) GISEMENT DE LLANO CHICO. — 2° OU GRANDE PÉRIODE GLACIAIRE. d) PUNINIEN. — 3° INTERGLACIAIRE de W. Sauer.
- Neohippus rivadeneirae* sp. nov. *Equus* (*Amerhippus*) *Andium* WAGNER-BRANCO.
- Megatherium* sp. *Megatheriidae* gen. et sp. indet.
- Mastodon* sp. *Haplomastodon Chimborazi* (PROAÑO).
- Canis magallanicus priscus* sp. nov. (sic). possiblement *Dusicyon* sp.
- Myloodon* sp. *Glossotherium* (*Oreomyloodon*) *Wegneri* (SPILLM.).
- e) GISEMENT D'ALANGASÍ. — POSTGLACIAIRE, PRÉ-HISTORIQUE. e) PUNINIEN. — 3° INTERGLACIAIRE de W. Sauer avec MÉLANGE DE SUBRÉCENT.
- Neohippus postremus* sp. nov. *Equus* (*Amerhippus*) *Andium* WAGNER-BRANCO.
- Bunolophodon postremus* SPILLM. *Haplomastodon Chimborazi* (PROAÑO).
- Myloodon* sp. *Glossotherium* (*Oreomyloodon*) *Wegneri* (SPILLM.).
- Odocoileus peruvianus*. *Odocoileus peruvianus* cf. *ustus* (TROUESSART).
- Mazama* sp. nov. *Agalmaceros Blicki* (FRICK).
- Canis magallanicus*. non retrouvé, possiblement *Dusicyon culpaeus* (MOLINA).
- restes d'industries de *Homo sapiens*. (des couches superficielles).

En 1940, F. Spillmann présente un travail au 8^e Congrès scientifique américain, publié en 1942, mais dont je n'ai pu consulter qu'une copie originale de l'auteur. Il y traite principalement de deux Oiseaux de La Carolina, mais de plus il introduit dans ce gisement une division en trois horizons (α , β , γ) qui n'ont pour moi qu'une valeur très locale et représentent des durées trop courtes pour justifier des coupures stratigraphiques. Je réunirai donc en une seule liste les Mammifères cités et les noms équivalents :

- Mastodon* sp. (α). *Haplomastodon* (*Aleamastodon*) *guayasensis* subgen. et sp. nov.
- Megatherium gigante* sp. nov. (α). { *Eremotherium carolinense* SPILLM. et *Eremotherium elenense* (HOFFST.) à divers âges.
- Megatherium medio* sp. nov. (β). {
- Megatherium enano* sp. nov. (γ). { *Scelidotherium Regesi* sp. nov. à divers âges.
- Myloodon gigante* sp. nov. (α). {
- Myloodon medio* sp. nov. (β). { *Smilodon* sp.
- Myloodon enano* sp. nov. (γ). { *nomen nudum*, probablement *Dusicyon Sechurae elenensis* subsp. nov.
- Smilodon* sp. (α , β). *nomen nudum*, probablement *Procyon Orcesi* sp. nov.
- Protolycalopex osborni* (β , γ). *Proechimys* sp.
- Palaeospeothos colomae* (β , γ). *nomen nudum*, probablement *Neochorus Sirasakae* (SPILLM.).
- Sigmodon* sp. (β , γ). non retrouvé.
- Palaeohydrochoerus* sp. (β , γ). *Equus* (*Amerhippus*) *Santae-Elenae* (SPILLM.).
- Felis* sp.
- Neohippus santae elenae* SPILLM. (β).

En 1941 paraît également, sous la plume de F. Spillmann, un article publié au Japon. Il y est question du gisement de La Carolina, et spécialement de l'horizon β . L'auteur donne la liste des genres déjà signalés antérieurement dans ce niveau. Mais, en outre, il décrit le grand Hydrochoeridé (probablement le même qu'il avait précédemment désigné comme *Palaeohydrochoerus*)

sous le nom de *Prohydrochoerus sirasakae* gen. et sp. nov. Comme je le montrerai plus loin, le nouveau genre, basé sur un caractère inexact, est inséparable de *Neochoerus* ; par contre, l'espèce de Spillmann apparaît valide.

Un dernier travail de F. Spillmann, que je n'ai pu consulter que tout récemment bien qu'il porte la date de 1948, est consacré encore à la faune de La Carolina. L'auteur y étudie spécialement un crâne de Mégathéridé, auquel il attribue le nom de *Eremotherium carolinense* gen. et sp. nov. Le nouveau genre est distingué de *Megatherium* d'une part par l'atrophie de l'arc jugal, d'autre part par la brièveté du prémaxillaire et de la symphyse mandibulaire. Ces deux soi-disant caractères décèlent un étrange défaut d'observation, car il est évident que le crâne en question, comme il est fréquent, a perdu accidentellement les os jugaux, les prémaxillaires et que l'extrémité de la mandibule est brisée. Cependant, nous verrons que le Mégathéridé de La Carolina présente en fait des caractères particuliers que n'a pas vus F. Spillmann, et qui en font un genre valide ; je l'ai décrit, avant de connaître la publication de Spillmann, sous le nom de *Schaubia* HOFFST. 1949, remplacé peu après par *Schaubitherium* HOFFST. 1950, deux noms sur lesquels *Eremotherium* SPILLM. 1948 a la priorité, malgré sa définition incorrecte. Par ailleurs, dans le même travail, F. Spillmann cite à nouveau les principales espèces de la faune carolinienne, mais en introduisant des modifications dans les appellations et dans l'orthographe, parfois même en ce qui concerne ses propres espèces. La liste des Mammifères extraits du texte est la suivante, avec les appellations adoptées dans le présent mémoire :

<i>Eremotherium carolinense</i> SPILLM.	<i>Eremotherium carolinense</i> SPILLM.
<i>Myiodon</i> (plusieurs espèces).	<i>Scelidotherrum Reyesi</i> sp. nov., à divers âges.
<i>Glyptodon</i> .	probablement <i>Chlamytherium occidentale</i> sp. nov.
<i>Prohydrochoerus schirasakae</i> SPILLM. (sic).	<i>Neochoerus Sirasakae</i> (SPILLM.).
<i>Machairodus</i> sp.	<i>Smilodon</i> sp.
<i>Pristinofelis</i> sp.	} possiblement <i>Felis</i> (<i>Puma</i>) cf. <i>platensis</i> AMEGH.
<i>Felis</i> cf. <i>pardalis</i> L.	} adulte et jeune.
<i>Protolycalopex elenensis</i> SPILLM.	<i>nomen nudum</i> , probablement <i>Dusicyon Sechurae elenensis</i> subsp. nov.
<i>Palaeospeotus colomae</i> SPILLM.	<i>nomen nudum</i> , probablement <i>Protocyon Orcesi</i> sp. nov.
<i>Mastodon</i> (<i>Bunolophodon</i>) <i>ayorae</i> SPILLM.	<i>Haplomastodon</i> (<i>Aleamastodon</i>) <i>guayasensis</i> sp. nov.
<i>Neohippus santae eleneae</i> SPILLM.	<i>Equus</i> (<i>Amerhippus</i>) <i>Santae-Elenae</i> (SPILLM.).
<i>Protauchenia reissii</i> BRANCO.	<i>Palaeolama aequatorialis</i> sp. nov.
<i>Palaeoodocoileus abeli</i> SPILLM.	} <i>Odocoileus Salinae</i> (FRICK).
<i>Palaeoodocoileus gracilis</i> SPILLM.	

Après une si longue énumération (où l'on ne peut que remarquer la proportion impressionnante des *nomina nuda*), il convient de s'arrêter un instant sur la valeur de l'œuvre paléontologique de F. Spillmann. En deux mots, mon opinion est la suivante : je ne nie pas, au contraire, que F. Spillmann ait été un bon récolteur, mais je dois avouer que mon travail de revision aurait été singulièrement facilité si, par une grâce du ciel, il s'était abstenu d'écrire. En effet, il a lancé dans la littérature un bon nombre de noms nouveaux sans y joindre la moindre figure ou description (c'est le cas de *Protolycalopex osborni*, *P. elenensis*, *Palaeospeothos colomae*, *Palaeohydrochoerus*, sans compter les noms créés pour des Insectes fossiles de La Carolina). Dans d'autres cas, il a prétendu donner une description, mais n'a pas jugé bon de désigner et de figurer le matériel type (ex. : *Palaeoodocoileus gracilis*, *P. Antonii*, *Hippidium Jijoni*). Dans la caractérisation des nouvelles espèces, il ne tient pas compte de l'âge de l'animal (ex. : *Myiodon Wegneri*) ou de la variation individuelle (espèces de *Palaeoodocoileus*) ; les espèces sont souvent « caractérisées » par une prétendue différence de niveau géologique (ex. : *Neohippus andium*, *rivadeneirae* et pos-

tremus ; *Bunolophodon Ayorae* et *postremus*). Quant aux genres nouveaux, sauf les deux derniers créés (d'ailleurs sur des caractères inexacts), on cherchera vainement leur diagnose et leur comparaison avec les genres voisins. Il apparaît d'ailleurs clairement que, pour F. Spillmann, tout animal fossile, du seul fait qu'il est fossile, doit recevoir un nouveau nom de genre et d'espèce, même s'il est représenté dans la faune actuelle (ex. : *Palaeotapeti Jordani* pour *Sylvilagus andinus*). Il semble aussi que pour lui une espèce donnée est attachée à un gisement déterminé (c'est particulièrement clair en ce qui concerne les Chevaux). Par ailleurs, le même auteur démontre des lacunes bibliographiques impardonnables. Les ouvrages fondamentaux sur les faunes fossiles sud-américaines sont à peine consultés et souvent même complètement ignorés. Que dire par exemple de la témérité d'un créateur de cinq espèces d'Équidés sud-américains, qui apparemment n'a consulté, sauf Branco et quelques traités généraux, aucun des écrits antérieurs sur la question ! Enfin, il serait trop long d'exposer ici les vues de F. Spillmann sur des questions de phylogénie, d'évolution ou d'adaptation. Il suffira à ce sujet de parcourir ses publications sur les Mastodontes, les Félinés, les Mégathéridés ou les Cervidés pour voir combien elles sont fantaisistes et souvent puériles.

Heureusement (ou malheureusement, car il m'aurait été plus aisé d'ignorer toutes les créations de F. Spillmann qui ne répondaient pas aux exigences de la nomenclature moderne), j'ai eu entre les mains une importante partie de sa collection, dont de nombreuses pièces sont soigneusement numérotées et cataloguées. Cela m'a placé en face d'erreurs anatomiques inexcusables, surtout si l'on tient compte du fait qu'elles ont été commises dans des groupes sur lesquels F. Spillmann a publié. J'y ai vu, classés comme *Neohippus*, des astragales et calcanéums de Camélidés. Tous les métapodes de *E. Andium* et de *E. Martinei*, qu'ils soient antérieurs ou postérieurs, sont considérés comme métacarpiens, probablement parce qu'ils sont courts. Par contre, sous le nom de métatarsiens de « *Neohippus andium* », je n'ai trouvé que deux pièces qui appartiennent indiscutablement à un Équidé moderne, mais qui ont été, il est vrai, soigneusement vernies. Il y a là un exemple particulièrement net de confusion, dans les récoltes de F. Spillmann, entre des os de l'époque actuelle (ou tout au plus coloniale) avec une faune qu'il place dans le Pléistocène ancien. On pourrait citer bien d'autres exemples tout aussi significatifs.

Qu'on veuille bien excuser les jugements un peu durs qui viennent d'être formulés. Il était nécessaire de préciser ces points pour faire comprendre combien peu probante est pour moi une affirmation de F. Spillmann sur la position stratigraphique d'un de ses fossiles ou sur la valeur d'un caractère qui n'est pas accompagné d'une photographie ou d'un document contrôlable.

De toute façon, cette collection m'a permis de retrouver un certain nombre des pièces (sans que jamais un type soit formellement désigné), sur lesquelles étaient basées des créations de genres ou d'espèces. J'en ai scrupuleusement fait état chaque fois que j'ai pu éclairer la question. Et, pour éviter une nouvelle création, j'ai adopté autant que possible le nom proposé par F. Spillmann.

Pendant la même période, d'autres chercheurs ont également exploré les gisements équatoriens.

En 1929-30, une nouvelle mission de l'American Museum, aidée par Ch. Frick, et constituée par J. C. Blick et Ch. Falkenbach, a effectué des fouilles dans la Sierra et dans la zone littorale. Ch. Frick a mentionné une partie de ce matériel dans deux publications. En 1933, il cite les restes de Mastodontes, d'après des déterminations de H. F. Osborn, sous les noms de *Cordillerion andium* (CUVIER) et de *Cuvieronius humboldti* (FISCHER). Une seule pièce est figurée, et correspond à l'espèce décrite ici comme *Haplomastodon (Aleamastodon) guayasensis*. Un peu plus tard, le même auteur, dans son travail sur les « Horned Ruminants » [Frick, 1937], classe les Cervidés rapportés de l'Équateur dans les espèces suivantes, en regard desquelles j'indique la nomenclature adoptée ici :

Blastocerus blicki sp. nov.

Palaeoodocoileus gracilis SPILLM.

Palaeoodocoileus salinae sp. nov.

Agalmaceros Blicki (FRICK), génotype.

Odocoileus peruvianus cf. *ustus* (TROUSSERT) et peut-être quelques pièces de l'espèce précédente.

Odocoileus Salinae (FRICK).

Deux espèces nouvelles y voient donc le jour, qui doivent être maintenues. Mais on peut regretter qu'elles n'aient pas été accompagnées d'une description précise. On remarquera également qu'il n'apparaît, là encore, aucune diagnose du genre *Palaeoodocoileus* et que les espèces des Andes équatoriennes n'ont fait l'objet d'aucune étude critique.

H. F. Osborn, dans ses études sur les Proboscidiens, s'est également préoccupé des fossiles équatoriens. En 1926, il crée le genre *Cordillerion* pour le Mastodonte des Cordillères de G. Cuvier. Dans sa publication monumentale de 1936, il consacre de longs passages aux pièces trouvées sur le territoire de l'Équateur et aux travaux dont elles ont fait l'objet. Il y cite et figure les échantillons antérieurement décrits par Cuvier, par Spillmann et par Ch. Frick ; il y ajoute quelques dents des collections de l'American Museum et de l'Université de Quito. Ce matériel est classé par lui dans les trois espèces suivantes :

Cordillerion andium (CUVIER).

Cuvieronius ayorae (SPILLM.).

Cuvieronius postremus (SPILLM.).

Cuvieronius hyodon (FISCHER).

Haplomastodon Chimborazi (PROAÑO) et *Haplomastodon* (*Aleamastodon*) *guayasensis* subgen. et sp. nov.

Haplomastodon Chimborazi (PROAÑO).

Parmi les prospecteurs éclairés qui se sont occupés récemment des gisements paléontologiques de l'Équateur, il faut citer G. E. Lewis, géologue, qui, principalement en 1941, a fouillé attentivement les gisements de Punín et qui, vers la même époque, a obtenu à Engabao de Chanduy un crâne presque complet du grand Mégathéridé de la zone littorale. Ce matériel a été déposé au Peabody Museum de la Yale University. J'ai pu en étudier des photographies et des moulages grâce à l'obligeance du Curator actuel, le Dr. J. T. Gregory.

Parallèlement, divers géologues des Compagnies pétrolières ont effectué quelques récoltes de Vertébrés fossiles, principalement sur la côte, mais aussi dans la Sierra (V. Oppenheim). Cependant, il convient de signaler surtout diverses trouvailles réalisées par des observateurs locaux : S. Orbe à la Carolina ; F. Huerta Rendón à Puná ; l'abbé S. Haro et A. Costales à Punín ; J. et A. Castillo à Calhua ; J. Noroña à Cusubamba ; Hernández à Pucará ; H. Rüdiger à Archidona, etc... Sans compter les anonymes qui ont mis à jour occasionnellement des pièces intéressantes comme le *Glossotherium* de Conocoto et le *Cuvieronius* de Baños de Cuenca.

Personnellement, j'ai commencé mes recherches peu de temps après mon arrivée, dès 1946. J'ai exploré systématiquement les divers gisements et ai eu la bonne fortune de pouvoir en observer un certain nombre qui n'avaient pas encore été signalés. Je regrette seulement que les conditions matérielles ne m'aient pas permis d'entreprendre sérieusement l'étude de la vaste région amazonienne sur laquelle je n'ai que quelques indications très fragmentaires. A partir de 1948, et à mesure que le travail de laboratoire devenait plus impérieux, j'ai confié la plus grande partie des expéditions sur le terrain à mon collaborateur C. Reyes, qui s'est tiré avec honneur de cette lourde mission et qui continue à surveiller régulièrement les gisements de la Sierra et de la Côte. Peut-être lui sera-t-il donné de compléter un jour ce travail par quelques fouilles réalisées dans la région orientale.

Les premiers résultats de l'étude du matériel récolté ont justifié un certain nombre de notes préliminaires consacrées principalement aux Édentés, aux Chevaux, aux Mastodontes et aux Félins. Je ne crois pas utile d'en détailler ici les apports, qui seront repris dans les chapitres suivants.

LES GISEMENTS ET LEURS FAUNES

La configuration de l'Équateur, où les Cordillères divisent le pays en trois régions naturelles, conduit également à grouper les gisements de Mammifères pléistocènes en trois ensembles qui correspondent précisément à ces zones géographiques : la *Région interandine*, l'*Occidente* ou Région côtière et l'*Oriente* ou Région amazonienne.

La Région interandine.

Le Quaternaire des Andes équatoriennes a fait récemment l'objet d'une publication de W. Sauer [1950], résultat d'observations poursuivies pendant près de quinze ans, et que nous prendrons pour guide dans cette description.

Le jeu des facteurs géologiques a été tellement différent dans les parties N et S de la Cordillère équatorienne qu'il convient de distinguer les deux zones correspondantes.

Dans la partie septentrionale, l'histoire quaternaire est dominée par des mouvements verticaux qui ont provoqué le soulèvement des deux Cordillères, occidentale et orientale, tandis que la partie centrale, limitée par d'importantes failles longitudinales et coupée par quelques fractures transversales, ne suivait ce mouvement ascendant qu'avec un gros retard, et s'individualisait sous forme de couloir interandin. Tout ce jeu de failles, accompagné d'une décompression transversale, a permis la sortie de laves et de projections volcaniques que l'on retrouve depuis la frontière N du pays jusqu'au centre, aux environs de El Tambo (2° 30' lat. S). Il en est résulté d'abord la formation d'appareils volcaniques importants qui ont encore accru la hauteur des barrières latérales formées par les Cordillères ; de plus des nœuds transversaux (*nudos*) ont fragmenté le couloir en bassins successifs ou *hoyas* dont le système hydrographique s'est ouvert un passage selon les cas vers le versant Pacifique ou vers le bassin amazonien. Par ailleurs, ces masses énormes de produits volcaniques — auxquels s'ajoutent ceux du Tertiaire — ont été soumises à l'action érosive due aux glaciers, aux eaux et aux vents, et ont permis une importante sédimentation quaternaire qui se présente sous forme de moraines, de complexes fluvio-glaciaires ou lacustro-glaciaires, ou de dépôts parfois lacustres, souvent éoliens, qui ont l'aspect de loess et que l'on connaît localement sous le nom de *cangahua*.

Dans la zone méridionale, les mouvements de la Cordillère sont plus difficiles à analyser ; mais le phénomène dominant est un affaissement général comme en témoignent l'étude des sols, qui parfois passent d'une couleur noire d'altitude à une teinte rouge de type tropical, et celle des glaciations, dont on retrouve les modelés et les moraines abaissés jusqu'à 800 m d'altitude. Il s'agit d'ailleurs là d'une zone à style tectonique différent, où les deux Cordillères, encore bien séparées dans la région de Cuenca, perdent leur individualité plus au S, en même temps que les axes des plis, jusqu'alors presque N-S, s'étaient en éventail, de telle sorte que, tandis qu'ils conservent la direction N-S dans la partie la plus orientale, les plus occidentaux sont pratiquement orientés de l'E à l'W. Il en résulte que, si l'on retrouve encore une *hoya* bien nette dans la région de Cuenca, par contre la topographie du S est toute différente et l'on y observe surtout des vallées longitudinales, séparées par des alignements de montagnes qui suivent la direction géné-

rale des plis. De plus, et probablement en relation avec la structure et les mouvements différents de la zone méridionale, celle-ci ne présente aucune trace d'activité volcanique post-tertiaire et les dépôts quaternaires y ont une importance réduite : en particulier on n'y observe jamais de *cangahua*. Par contre les terrains plus anciens y sont plus largement découverts.

D'après ce qui précède, il est facile de comprendre pourquoi les gisements de Vertébrés pléistocènes sont rares dans la partie Sud des Andes équatoriennes, et qu'au contraire on en rencontre abondamment dans les *hoyas* du Centre et du Nord. Pour cette même raison, je m'arrêterai avec quelque détail sur l'histoire et la nature de la sédimentation dans la moitié septentrionale.

LA CANGAHUA. — Le sédiment le plus caractéristique de cette partie Nord, et celui où l'on rencontre communément les restes fossiles, est constitué par la *cangahua*, dont on distingue plusieurs variétés.

La *cangahua éolienne* est un produit interglaciaire, qui présente un aspect très semblable à celui du lœss, mais en diffère par sa composition minérale. Il s'agit ici de sables ou de poussières volcaniques, composés surtout de plagioclases, de hornblende, d'augite, de biotite et quelquefois de quartz, c'est-à-dire des éléments minéralogiques des andésites et des dacites qui constituent presque exclusivement les épanchements volcaniques quaternaires de cette région. L'élément argileux n'intervient qu'en petites quantités dans la *cangahua* et, à la différence du lœss, on n'y trouve généralement pas de calcaire sauf dans quelques cas exceptionnels où cet élément a été déposé secondairement par des eaux minérales. Outre son aspect macroscopique et sa couleur jaune brun ou gris jaunâtre, la *cangahua* présente, en commun avec le lœss, sa disjonction prismatique verticale et sa propriété de former des parois abruptes qui bordent les vallées très encaissées des cours d'eau, ou *quebradas*. Étant donné son origine éolienne, ce type de *cangahua* présente un caractère périclinal, c'est-à-dire que ses dépôts, parfois très puissants et toujours sans stratification, suivent le modelé préexistant du terrain. Occasionnellement, elle peut être interrompue par des couches de cendres, de lapilli ou de pierres ponceuses, dues à des explosions volcaniques, ou par des dépôts sableux d'eaux courantes.

On donne aussi le même nom de *cangahua*, que l'on distingue comme *cangahua lacustre*, à une formation constituée par les mêmes éléments, mais généralement plus grossière, plus sableuse, de couleur plus foncée, et qui présente les traces d'une stratification primitive ; bien entendu celle-ci a pu être modifiée par des mouvements postérieurs. C'est un dépôt formé dans les lacs glaciaires, dont la sédimentation s'est prolongée pendant les phases de retrait et dans la première partie des Interglaciaires. Cette formation se termine souvent par une couche ferrugineuse, à concrétions de limonite, qui indique une ancienne surface exondée.

SUBDIVISIONS DU QUATERNAIRE ANDIN. — L'examen des dépôts quaternaires des Andes septentrionales de l'Équateur donne à première vue l'impression d'un ensemble inextricable dont la subdivision apparaît impossible. Cependant quelques coupes profondes privilégiées, comme celle du Río Chiche à l'E de Quito (fig. 2), permettent d'observer une bonne superposition, comprenant plusieurs moraines séparées par des dépôts interglaciaires et dont on peut reconnaître les éléments à distance. Sur ces bases, W. Sauer, que nous suivrons ici, reconnaît l'existence de quatre glaciations successives, dont la première n'est en réalité qu'une période pluvio-glaciaire. La limite des neiges éternelles, qui se situe aujourd'hui à 4.700-4.800 m dans la Cordillère orientale et à 4.800-4.900 m dans la Cordillère occidentale, serait descendue à quatre reprises pendant le Quaternaire à une altitude que W. Sauer place un peu au-dessus de 3.000 m, pour se relever dans les intervalles à un niveau comparable à celui qu'on observe de nos jours. Il en est résulté quatre glaciations pendant lesquelles les masses glaciaires ont acquis une importante extension, sauf pour la première qui coïncide avec une altitude moyenne de la Cordillère relativement faible.

La *Première Glaciation*, ou *Pluvio-Glaciaire* n'a pas laissé de restes morainiques, probablement à cause de l'extension très réduite des masses glaciaires, en relation avec la faible altitude des montagnes qui ne devaient guère dépasser 3.000 m au début du Quaternaire. Mais, dans les dépressions interandines, se sont formées de puissantes séries de sédiments fluvio-glaciaires, principalement constituées par du matériel volcanique en

bancs superposés, alternant avec des galets, graviers et sables grossiers, en répétitions monotones multiples. Le matériel provient de la destruction des manteaux de laves du Tertiaire supérieur. Ces sédiments très caractéristiques occupent le fond des dépressions andines et sont atteints par les coupes profondes comme celle du río Chiche.

Le *Premier Interglaciaire* se caractérise par des interruptions dans la sédimentation fluvio-lacustre, dues à des soulèvements, et aussi par des indications d'érosion fluviale, accompagnée de sa sédimentation propre constituée par des alluvions souvent de type torrentiel.

La *Deuxième Glaciation* a été très importante. Elle a laissé des couches étendues de moraines de fond que la sédimentation ultérieure a souvent protégées contre l'érosion de la Troisième Glaciation. Dans bien des cas, il s'est formé des glaciers de vallée qui débouchaient parfois dans un lac interandin. C'est ainsi qu'un lac ancien, situé dans la région de l'actuel río Chiche, recevait les pointes extrêmes des langues de glace émises par un énorme glacier issu des Monts Guamani ; il en est résulté de curieux sédiments lacustro-glaciaires : les blocs de glace, chargés de matériel morainique, flottaient sur les eaux du lac et fondaient progressivement, laissant tomber au fond des blocs polis et striés que l'on retrouve sous forme d'intercalations au milieu des sédiments fins de caractère lacustre ; on peut même observer des répétitions de ces curieuses formations, répétitions qui traduisent les oscillations de l'intensité glaciaire. Les glaciers se sont également étendus sur les flancs externes des Cordillères, descendant parfois très au-dessous de la limite des neiges éternelles : c'est ainsi qu'on en retrouve des traces à 1.600 m d'altitude dans la zone de Macuchi.

Le *Deuxième Interglaciaire*. La fin de la Seconde Glaciation marque le début d'un paroxysme volcanique : c'est à ce moment qu'entrent en activité notamment le Rucu Pichincha, l'Ilaló, le cratère oriental du Chimborazo, etc... Comme dépôts sédimentaires, on trouve d'abord de la *cangahua lacustre* et des formations argilo-sableuses, au-dessus desquelles se développe pour la première fois une *cangahua éolienne* (*cangahua éolienne ancienne* de W. Sauer), de couleur assez foncée, jaune brunâtre. On y trouve en petite quantité les énigmatiques « boules de *cangahua* » : ce sont des sphères creuses presque parfaites, de 5 à 10 cm de diamètre externe ; la paroi assez résistante est constituée par le matériel durci de la *cangahua*, qui paraît avoir été gâché ; cette

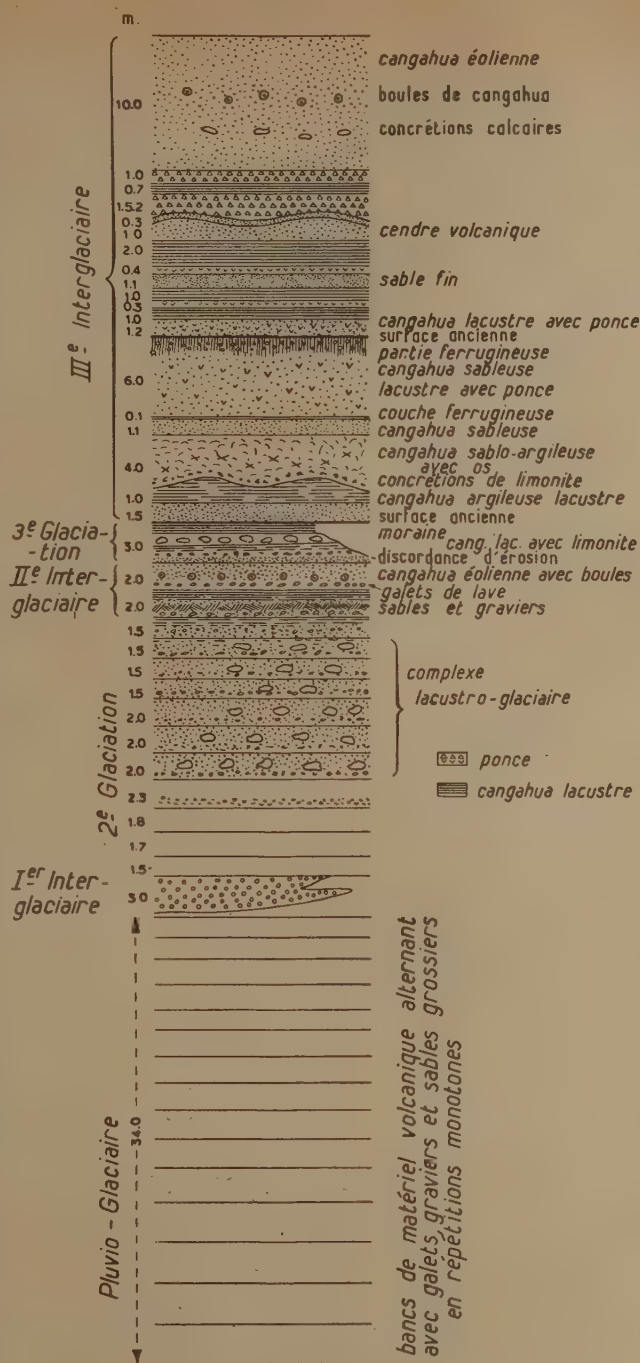


FIG. 2. — Coupe prise dans la vallée du Río Chiche (17 de la carte) montrant les subdivisions dans les Andes équatoriennes. On peut observer à peu de distance la superposition de la IV^e Glaciation et du Postglaciaire sur cette série. Original, d'après W. SAUER.

paroi est percée par un, exceptionnellement deux, orifices circulaires ; l'intérieur a été rempli postérieurement par un matériel meuble et peut même contenir des excréments de Vers. La signification de ces boules est encore discutée : je ne crois pas en tout cas qu'il s'agisse de concrétions comme on l'a quelquefois suggéré. W. Sauer les attribue à des Scarabées géants aujourd'hui disparus et les considère comme des « fossiles caractéristiques » des 2^e et 3^e Interglaciaires. Notons qu'au Musée de La Plata s'observent des boules très semblables récoltées par J. Frenguelli à Paso Flores (Neuquén, Argentine) dans des « tufs tertiaires », à El Morenillo (Dept. de Rosario de la Frontera, Argentine) et au Río Salado au N de Esperanza (Santa Fe, Argentine) dans le Lujanien ; le géologue argentin leur attribue la même origine et les désigne comme « nidos fósiles de Escarabeidos ». Personnellement, je n'ai trouvé aucun Vertébré fossile dans les dépôts du 2^e Interglaciaire andin, mais nous verrons que certaines pièces récoltées par d'autres chercheurs, et dont le niveau n'est pas bien précisé, pourraient lui être rapportées : il s'agit en particulier des récoltes effectuées par F. Spillmann lors de la construction de la route qui traverse le río Chiche.

La *Troisième Glaciation* a été la plus intense et de plus son extension a été favorisée par d'importants soulèvements. Les glaciers ont emprunté les vallées antérieurement formées par ceux de la 2^e Glaciation ; ils se sont généralement étendus au delà, dans les régions planes interandines, se réunissant avec les glaciers voisins et formant ainsi fréquemment des glaciers du type Malaspina de l'Alaska. Il en est résulté le dépôt de moraines de fond très étendues, dont on trouve un exemple dans la coupe du río Chiche. Dans les vallées extérieures des Cordillères s'observent des terrasses fluvio-glaciaires dont la moyenne, située à mi-hauteur du profil des vallées, correspond à la 3^e Glaciation ; elle est intermédiaire entre la terrasse plus haute de la 2^e Glaciation et celle plus basse de la 4^e.

Le *Troisième Interglaciaire* coïncide avec de fortes dislocations, dues à de nouveaux soulèvements, d'où il résulte une recrudescence de l'activité volcanique : c'est à ce moment que s'ouvrent par exemple les cratères occidentaux du Chimborazo et du Pichincha. Dans les dépressions interandines se forment de grands lacs où s'accumulent des sédiments constitués par des matériaux volcaniques, sous forme de *cangahua* lacustre ou de cendres et de lapilli de pierre ponce. Les dépressions finissent ainsi par se combler, leur assèchement étant d'ailleurs favorisé par l'abaissement relatif des bases d'érosion extraandines, ce qui provoque une reprise de l'érosion et complique les formes topographiques. La partie supérieure de la sédimentation consiste en une nouvelle *cangahua éolienne* (*cangahua éolienne moderne* de W. Sauer), beaucoup plus puissante que celle du second Interglaciaire, et de couleur plus claire, généralement gris jaunâtre, ce qui donne une note très caractéristique aux paysages où elle est développée. On y observe un et parfois deux horizons de « boules de *cangahua* », semblables à celles que nous avons signalées plus haut, mais beaucoup plus abondantes et plus constantes. C'est dans cet ensemble, souvent dans la *cangahua éolienne*, parfois dans la *cangahua lacustre*, exceptionnellement dans les cendres volcaniques, que l'on rencontre le plus communément des restes de Vertébrés. Ils appartiennent à un ensemble faunistique très constant, que nous détaillerons plus loin, mais qui correspond en gros à la faune de Punín décrite par W. Branco en 1883 et que cet auteur, à la suite de l'étude géologique de W. Reiss, considérait comme beaucoup plus ancienne. Dans la partie inférieure lacustre, les couches prennent parfois un faciès plus argileux et peuvent contenir localement des débris végétaux incarbonisés, parfois même des troncs entiers, comme je l'ai observé dans la quebrada Callihuaico, près d'Alangasí, où F. Spillmann a trouvé son « *Bunolophodon postremus* ».

La *Quatrième Glaciation* a laissé ses traces au-dessus de la *cangahua éolienne moderne* sous forme de moraines de fond minces et rares, et de blocs erratiques. Il s'agissait surtout de maigres glaciers de vallée et de glaciers suspendus. Ils ont suivi les mêmes couloirs et se sont étendus presque aussi loin que ceux de la glaciation antérieure, grâce à de nouveaux soulèvements ; mais leur puissance est toujours restée réduite. On observe parfois des moraines frontales successives, jalonnant des stades de retrait glaciaire. Il arrive, mais rarement, que le glacier ait débouché dans un lac andin : c'est le cas de la région de Quito, occupée alors par une nappe d'eau où se terminait le glacier du Pichincha ; c'est le cas aussi, plus au N, du lac San Pablo, barré par les laves de l'Imbabura et du Mojanda et qui recevait les glaces du Mont Cusin.

Le *Postglaciaire* correspond principalement à une troisième *cangahua éolienne* (la *cangahua éolienne récente* de W. Sauer), qui est superposée sur les dépôts de la 4^e Glaciation, ou, quand ceux-ci manquent, directement sur la *cangahua éolienne moderne* du 3^e Interglaciaire ; elle est alors séparée de cette dernière par une couche de couleur foncée qui représente un sol fossile, ou, dans d'autres cas, par une discordance d'érosion. Des sols fossiles peuvent d'ailleurs se rencontrer à divers niveaux du Postglaciaire.

Cette classification des glaciations andines de l'Équateur, due à W. Sauer, n'est peut-être pas définitive. On pourrait en particulier proposer le nom de Préglaçiaire pour la première phase

dont il fait son Pluvioglacière et son Premier Interglacière ; considérer la 4^e Glaciation comme une récurrence de la 3^e, etc... tant il est vrai qu'on retrouve partout le vieux problème européen. Ce n'est pas ici le lieu d'en discuter. Il ne s'agit guère que d'une question de nomenclature, dont l'intérêt est secondaire du point de vue qui nous intéresse ici. Nous suivrons donc la terminologie introduite par W. Sauer.

Je souligne une fois encore que tous ces résultats s'appuient sur les dépôts observés au N du parallèle 2° 30' S. Dans la partie S du pays, il est plus difficile d'introduire une classification précise et, par conséquent, les quelques formations quaternaires qui s'y rencontrent sont mal datées.

La méconnaissance de l'histoire quaternaire des Andes équatoriennes et du détail de la sédimentation correspondante, a conduit la plupart des paléontologistes qui se sont occupés précédemment des Mammifères fossiles de cette région à des erreurs en ce qui concerne la détermination de leur âge. C'est ainsi que W. Branco [1883] s'est appuyé sur l'étude géologique de W. Reiss pour placer la faune de Punín dans le Pléistocène ancien, au même niveau que celle de Tarija. Or, ces auteurs n'ont pas prêté attention au caractère périnclinal des dépôts éoliens interglaciaires ; cette disposition a pour résultat que, dans les *quebradas*, des formations apparemment profondes peuvent être en réalité assez modernes. En fait, les gisements fossilifères de la quebrada de Chalán, et d'une façon générale de toutes celles qu'on rencontre dans la région de Punín, appartiennent au

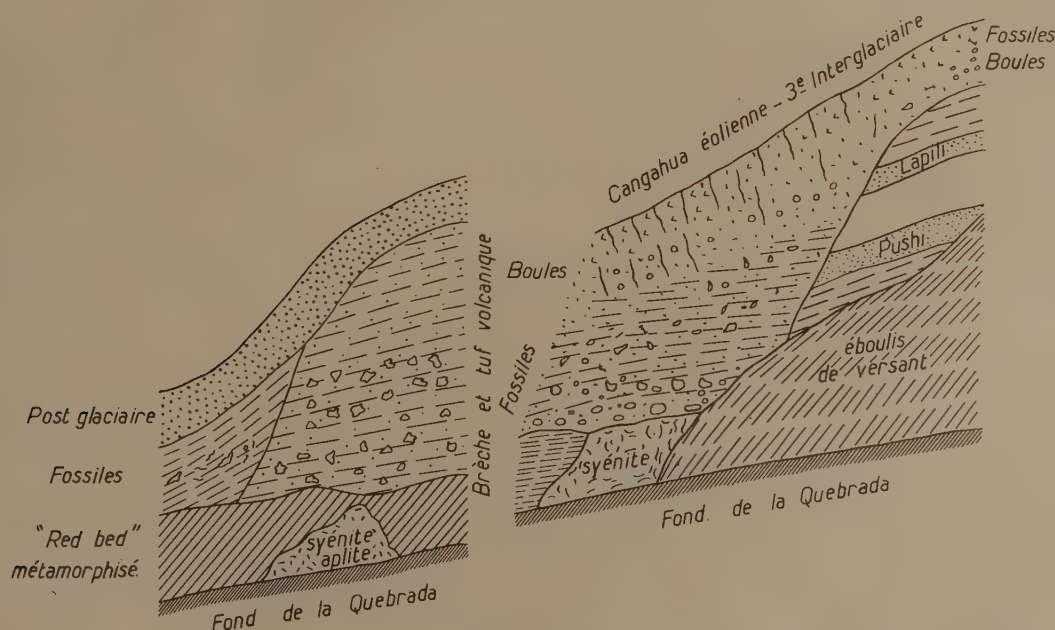


FIG. 3. — Coupes de la quebrada de Chalán, près de Punín (30 de la carte), d'après W. SAUER [1950].

Note. En réalité diorite et non syénite (études inédites de SAUER et MANCHENO),

Pushi : terme local, cendre volcanique blanche, farineuse.

3^e Interglacière, comme il résulte des coupes effectuées par W. Sauer (fig. 3). Cet âge relativement récent est en accord avec le caractère assez moderne de la faune, sur lequel nous reviendrons.

De son côté, F. Spillmann [1938] a démontré la plus haute fantaisie dans sa classification des gisements qu'il a explorés. Selon lui, le Quaternaire de l'Équateur comporterait deux périodes glaciaires (la seconde plus importante), séparées par un Interglacière et suivies d'un Postglac-

cière qui inclut les périodes pré- et protohistoriques. Il attribue respectivement à ces quatre divisions les faunes récoltées à Chalán, Río Chiche, Llano Chico et Alangasí. Cette classification ne peut s'admettre ni du point de vue paléontologique ni du point de vue stratigraphique. On notera d'ailleurs qu'il serait étrange que les hauteurs andines aient été habitées, durant les extensions glaciaires, par des animaux comme des Mastodontes, des Chevaux, des Paléolamas, etc... En fait, le matériel de F. Spillmann que j'ai pu examiner et mes propres récoltes montrent que, de toutes les faunes que F. Spillmann a distinguées, la plus ancienne est celle du río Chiche et appartient vraisemblablement au 2^e Interglaciaire de W. Sauer. Par contre, les trois ensembles faunistiques des autres gisements sont pratiquement identiques, malgré les noms spécifiques différents introduits par F. Spillmann en particulier pour les Chevaux. En ce qui concerne les formes pléistocènes qui auraient survécu jusqu'à notre ère comme les Chevaux, Paléolamas, Mastodontes et Mylodontes, je reste assez sceptique pour des raisons que je développerai plus loin.

Je reviendrai en détail sur les faunes fossiles et sur leur âge. Dès à présent, et pour des commodités de nomenclature, je désignerai comme *Puninien* (ou *Puninense* en espagnol) l'ensemble faunistique connu dans les gisements de Punin, dont l'âge correspond au 3^e Interglaciaire, et qui comprend comme espèces les plus caractéristiques : *E. (Amerhippus) Andium* WAGNER-BRANCO, *Palaeolama Reissi* (BRANCO), *Agalmaceros Blicki* (FRICK), *Haplomastodon Chimborazi* (PROAÑO) et *Glossotherium (Oreomyodon) Wegneri* (SPILLMANN). Le seul autre ensemble qui se distingue clairement du précédent est celui du río Chiche : je le désignerai comme *Chichéen* (ou *Chichense* en espagnol) ; il est caractérisé par *E. (Amerhippus) Martinei* (SPILLMANN) et par *Palaeolama crassa* sp. nov., il se place vraisemblablement dans le 2^e Interglaciaire.

LES GISEMENTS DE LA RÉGION INTERANDINE. — D'une façon générale les gisements fossilifères de la région interandine se rencontrent dans la *cangahua*, lacustre ou éolienne, et aussi dans les tufs volcaniques ou même les cendres, presque toujours dans le 3^e Interglaciaire, rarement dans des niveaux plus anciens. Les altitudes des trouvailles se situent généralement entre 2.300 m et 3.100 m. L'un des gisements les plus élevés est celui de Puluxa (paroisse de Flores au S de Riobamba) et correspond à un *páramo* ; sa découverte est toute récente et je ne l'ai pas encore visité. Par ailleurs celui de Sisgún, au SE du massif du Chimborazo, découvert par M. Wagner en 1859, serait encore plus élevé puisqu'on lui attribue une altitude de plus de 3.300 m, mais il n'a pas pu être retrouvé ni contrôlé.

Je donne ci-après une énumération de ces gisements, ordonnés du N au S et affectés d'un numéro d'ordre qu'on retrouvera dans la carte (fig. 1, p. 9).

- A. HOYA DU RÍO CARCHI. Ce bassin, situé à l'extrême N du pays, n'a pas encore fourni de fossiles. Il faut d'ailleurs remarquer qu'il présente une extension réduite en Équateur et que presque toute sa superficie dans ce pays se situe au-dessus de 3.000 m d'altitude.
- B. HOYA DU RÍO MIRA. Elle correspond à la province d'Imbabura et au S de celle du Carchi. Ses eaux, par le río Mira, s'ouvrent un passage vers la côte Pacifique. On peut y citer les gisements suivants :
 1. *Hacienda Pucará*, dans la paroisse de El Angel. Découverte de restes de Mastodontes par M. Hernández en 1935 ; quelques pièces, en mauvais état, sont conservées au Collège de Tulcán. Probablement Puninien.
 2. *Région de La Paz*, au S de San Gabriel. Premières trouvailles en 1945. Visite de L. Flores, puis R. Hoffstetter, C. Reyes, A. Navarrete, 1949. Probablement Puninien.
 - a) Hacienda Tesalia, au N de La Paz (*Glossotherium*).
 - b) Lieu dit Qüesaca, à l'W de La Paz (Mastodonte et *Glossotherium*).
 3. *Entre Urcuquí et Imantag*. Une molaire de Mastodonte citée par F. Spillmann in H. F. Osborn [1936].
 4. *Au pied du volcan Imbabura*. A. von Humboldt, 1802, y a trouvé une dent de Mastodonte, dont G. Cuvier a fait le type de son « Mastodonte des Cordilières ».

- C. HOYA DU RÍO GUAYLLABAMBA. Elle correspond à la partie andine de la province du Pichincha et fait partie du bassin du río Esmeraldas, tributaire du Pacifique.
5. *Malchingui*, au S du volcan Mojanda. A. Stübel, 1871-73, y a obtenu une branche mandibulaire de *Mastodonte*, mentionnée par W. Branco [1883].
 6. *Quebrada de Otón*, à l'E du bourg du même nom. Découverte du gisement en 1949 : R. Hoffstetter, C. Reyes, A. Navarrete. Faune typique puninienne.
 7. *Checa*. Dans la quebrada Cartagena, à 2,5 km à l'W du bourg, ont été trouvés anciennement des restes de *Mastodontes*. Quelques pièces rencontrées en 1948 par C. Reyes et R. Maldonado. Probablement Puninien.
 8. *Descente du cañon du Guayllabamba*, au N de Calderón. J. A. Ribadeneira Ch., 1935, y a trouvé des fragments de défense de *Cuvieronius hyodon*, dans un tuf volcanique, possiblement du 2^e Interglaciaire. Chichéen ?
 9. *Calderón* (anciennement Cañapungo).
 - a) Quebradas au SE du bourg, entre les lieux dits Capilla et Llano Grande. Paz y Miño, R. Hoffstetter, I. Kaplan, 1946. Faune puninienne.
 - b) Au S du bourg, R. Hoffstetter, 1946. Quelques dents d'un *Amerhippus* plus fortes que celles de *A. Andium*. Niveau indéterminé.
 - c) Sans précision. Une dent de lait de *Haplomastodon*. Puninien ?
 10. *Llano Chico*.
 - a) Sans précision. F. Spillmann a récolté une faune puninienne dont il a fait sa faune de la « seconde Glaciation ».
 - b) Quebrada Chaquishcahuaco. R. Hoffstetter, C. Reyes, J. Maldonado, 1948. Restes de *Glossotherium*.
 - c) Quebrada Los Milagros. C. Reyes et J. Montalvo, 1948. Faune puninienne.
 11. *Cotocollao*.
 - a) Sans précision, une dent de *Mastodonte* achetée par A. Stübel, 1871-73.
 - b) Quebrada Chitahuaco, à 5 km au N du bourg. Père Jouanen en 1921 (in Clavery [1925]) : Restes de *Glossotherium* dont des débris subsistent au Collège des Jésuites de Cotocollao. Vraisemblablement puninien.
 12. *Quebrada de San Antonio de Monteserín*. N. Arroyo, 1948 ; fragments de *Glossotherium*. Puninien.
 13. *El Batán*, faubourg N de Quito.
 - a) Quebrada Rosario. I. Kaplan, 1947. Puninien.
 - b) Quinta San Jorge. J. Hidalgo, 1950. Puninien.
 14. *Quito, rue Pazmiño*. W. Sauer, C. Reyes, R. Hoffstetter, 1949 : dents de *E. (Amerhippus) Andium*, Puninien.
 15. *Quebrada El Volcán*, au SE de Quito. W. Sauer [1943] cite des os de Vertébrés.
 16. *La Magdalena*, au S de Quito. J. Jijón y Caamaño : une branche mandibulaire de *E. Andium* (dont F. Spillmann a fait « *Hippidium Jijóni* »). Puninien.
 17. *Río Chiche*, à 4 km à l'E de Tumbaco. Grande coupe du Quaternaire. F. Spillmann récolte quelques ossements, probablement dans le 2^e Interglaciaire. Gisement type du Chichéen.
 18. *Quebrada La Tola*, à son confluent avec la Q. San Isidro, à 3 km au SE de Tumbaco. R. Hoffstetter, I. Kaplan, 1947. Puninien.
 19. *Tumbaco* (sans précision). Une branche mandibulaire de *Mastodonte* (Université centrale).
 20. *Alangasí*. Centre de nombreux gisements à faune typiquement puninienne.
 - a) Sans précision. M. Villavicencio (vers 1860) : *Mastodonte*.
 - b) Hacienda El Retiro. A. Stübel, 1871-73 : Cervidés.
 - c) Quebrada Callihuaico, près du pont de la route Alangasí-La Merced. F. Spillmann et M. Uhle, 1928 : faune considérée comme protohistorique, avec « *Bunolophodon postremus* ». R. Hoffstetter, 1947-49 : faune puninienne. G. Salazar, 1950 : *id.*
 - d) « *Mastodon Hill* » (nom de lieu créé et non précisé). J. C. Blick et Ch. Falkenbach, 1929-30 (in Ch. Frick [1937]). Peut-être s'agit-il du gisement précédent, bien que le nom de « hill » paraisse bien inadéquat ?
 - e) S de l'hacienda La Cocha. C. Chiriboga, R. Hoffstetter, I. Kaplan, C. Carillo, 1946 : restes de *Glossotherium* (néotype de *G. Wegneri*).
 - f) Entre La Cocha et Alangasí. R. Hoffstetter, 1946 : *Mastodonte* et *Glossotherium*.

- g) Lieu dit Basarumi, dans deux petites quebradas tributaires de la quebrada Totorahuaico. R. Hoffstetter, C. Carillo, I. Kaplan, 1947 : *Glossotherium*, *Amerhippus*.
- h) Hacienda Santa Ana. G. Yépez, C. Carillo, R. Hoffstetter, 1949. Faune puninienne.
- i) Entre la quebrada del Inga et l'hacienda Barroteta, non loin du point Gortaire. R. Hoffstetter, C. Carillo, 1947. Faune puninienne.
21. *Conocoto*. Lors de la construction du barrage de l'usine électrique, en 1936-37. Restes d'un *Glossotherium*. Puninien.
- D. HOYA DU RÍO PATATE. Elle correspond aux provinces de Cotopaxi et Tungurahua. Ses eaux, par le río Pastaza, s'écoulent vers l'Amazone.
22. *Latacunga* (sans précision). Coll. F. Spillmann, une série dentaire de *E. Andium*.
23. *Quebrada Alpamala*, au S de la province de Cotopaxi. J. Noroña, R. Hoffstetter, 1947.
- a) Au bas de la quebrada : un maxillaire et une branche mandibulaire de *E. (Amerhippus)* cf. *Martinei*. Chichéen ?
- b) En haut de la quebrada : frontaux de *Agalmaceros Blicki*. Puninien ?
24. *Cusubamba*. J. Noroña, R. Hoffstetter, C. Carillo, 1947. Nombreux restes de *Glossotherium*. Puninien.
25. *Calhua*. Lieu dit à 20 km au N de Ambato. E. Putsch, J. et A. Castillo, R. Hoffstetter, 1946. *Glossotherium* et *Felis*. Puninien.
26. *Río Ambato* (sans précision). F. Spillmann *E. (Amerhippus)* cf. *Martinei* Chichéen ?
- E. HOYA DU RÍO CHAMBO. Elle correspond à la province du Chimborazo et appartient également au bassin du río Pastaza, affluent de l'Amazone.
27. *Páramo de Sisgún*, au SE du massif du Chimborazo, à 3.300 m d'altitude. Gisement exploité par M. Wagner, 1859 ; faune étudiée en Bavière par A. Wagner [1860]. Puninien.
28. *Cajabamba* (ancien Riobamba). Trouvaille en 1735 d'un squelette de Mastodonte relatée par le Padre Velasco.
29. *Quebrada Guaslán*, à 2 km au S de San Luis. Citée par M. Villavicencio. En 1947, R. Hoffstetter, C. Carillo : faune puninienne.
30. *Punín*. C'est le centre fossilifère le plus riche de la région interandine. Visite de J. Orton, T. Wolf, 1870-71, W. Reiss, 1871-73, J. F. Proaño, 1894, H. Meyer, 1903, H. E. Anthony et G. H. H. Tate, 1923, F. Spillmann, 1927, etc., J. C. Blick et Ch. Falkenbach, 1930-31, W. Sauer, 1935, etc., G. E. Lewis, 1941, S. Haro, 1945, etc., R. Hoffstetter, C. Carillo, A. Costales, C. Reyes, J. Varele, M. Manciatte, 1946, etc. Il s'agit du gisement type du Puninien. Il ne serait pas impossible que quelques fossiles récoltés appartiennent à des couches plus anciennes. Par contre, le crâne humain trouvé par Tate semble provenir probablement de formations plus modernes. On peut citer les quebradas productives suivantes : a) Colorada, b) Chalán, c) Guanlur, d) Bamaute, e) Cachiuaico, f) Grande, g) Mañatul, h) Valeltul, i) El Colegio. Il est à noter que, dans la région de la quebrada de Chalán, Blick et Falkenbach (*in* Ch. Frick [1937]) ont créé un certain nombre de désignations topographiques sans les situer ou les définir : Spring Quarry, Hillside Quarry, Sloth Quarry, San Francisco Wash, et Camel Hill.
31. *Puluxa*, paroisse de Flores. Gisement d'altitude, dans un páramo, découvert par A. Costales en 1950 : *Glossotherium* et *Agalmaceros*. Puninien.
- F. HOYA DU RÍO PAUTE. Elle correspond à la plus grande partie de la province de l'Azuay. Son principal cours d'eau se jette dans le río Santiago, affluent de l'Amazone.
- Avec ce bassin, nous entrons dans la partie S des Andes équatoriennes, avec un Quaternaire beaucoup moins développé et plus difficile à subdiviser. Les gisements y sont d'ailleurs exceptionnels.
32. *Environs de Baños de Cuenca*. Les restes d'un squelette de *Cuvieronius hyodon* sont conservés au Collège Benigno Malo de Cuenca. Pléistocène, niveau indéterminé.
- G. HOYA DU RÍO JUBONES. Elle appartient également à la province de l'Azuay, mais se situe sur le versant Pacifique.
33. *Nabón*. Dans une caverne creusée dans un tuf volcanique, des restes d'un *Hystrihomys* ont été trouvés par M. Carrasco et décrits par H. E. Anthony [1922] sous le nom de *Drytomomys aequatorialis*. Niveau indéterminé.

FAUNE DES GISEMENTS ANDINS. — Les seuls gisements bien datés où j'ai personnellement récolté des fossiles appartiennent au 3^e Interglaciaire : il leur correspond un ensemble faunistique bien caractérisé, qui équivaut à la faune de Punín décrite par W. Branco, et que j'ai désigné plus haut comme *Puninien*.

Bien entendu, j'ai récolté aussi quelques ossements dans les couches superficielles où se rencontrent également des restes humains ou des produits d'industrie humaine ; mais il s'agit sans exception d'animaux qui appartiennent à la faune actuelle. Cet ensemble, qui correspond aux temps pré- ou protohistoriques, ne sera pas étudié en détail dans ce travail. Il convient cependant de rappeler que, selon F. Spillmann [1928-29, 1931, 1938], certains animaux de la faune pléistocène, en particulier les Mastodontes, les Mylodontes, les Chevaux et les Paléolamas, auraient survécu, dans la région d'Alangasi, jusqu'à une époque récente où ils auraient constitué le gros gibier pour les chasseurs du début de notre ère. Cette opinion a été également soutenue par M. Uhle [1930] en ce qui concerne les Mastodontes et elle a été admise depuis sans discussion. Pour ma part [R. Hoffstetter, 1948b, p. 6-7; 1948c, p. 20-21; 1949a, p. 71; 1950a, p. 431; 1950b, p. 33-37], j'ai déjà, à ce sujet, soulevé quelques réserves sur lesquelles je reviendrai plus loin.

Par ailleurs, le fait que je n'ai pas rencontré personnellement de fossiles antérieurs à la 3^e Glaciation ne signifie pas qu'il n'en existe pas. Au contraire, l'examen du matériel trouvé par F. Spillmann dans le gisement du río Chiche (gis. 17) montre qu'il appartient à une faune distincte du Puninien, et qu'il constitue un autre ensemble que j'ai désigné comme *Chichéen*. Celui-ci correspond certainement à un niveau assez ancien, probablement le 2^e Interglaciaire. Il est possible qu'on doive lui rapporter également quelques restes trouvés par divers auteurs ou par moi-même dans des niveaux non ou mal précisés.

De toute façon je n'ai aucune certitude de la rencontre de Mammifères fossiles correspondant au 1^{er} Interglaciaire. Je ne crois pas pour autant, comme l'admet W. Sauer [1950], que les conditions de vie aient été tellement défavorables dans les Andes équatoriennes, que les Mammifères n'aient pu atteindre cette région durant le Quaternaire inférieur et moyen. Il ne faut pas oublier que la fossilisation est un phénomène exceptionnel, surtout pour les Vertébrés terrestres. Dans la région étudiée, elle a été favorisée principalement par un enfouissement rapide, et les conditions optima correspondent au dépôt de la cangahua éolienne. Or, celle-ci n'apparaît qu'à partir du 2^e Interglaciaire et ne prend un grand développement que dans le 3^e. Il est probable que, dans les périodes antérieures, les conditions de la sédimentation n'étaient généralement pas favorables à la fossilisation, ce qui me semble suffisant pour expliquer l'absence ou la grande rareté des fossiles dans ces niveaux anciens.

1. *La faune postglaciaire.* — Comme je l'ai dit plus haut, les couches superficielles, postérieures à la dernière glaciation, contiennent fréquemment des restes humains et plus encore des produits de l'industrie humaine : poteries et lames d'obsidienne taillées. On y retrouve aussi parfois, associés aux restes précédents, des os d'animaux qui peuvent être des animaux domestiques (lamas, chiens), ou des espèces sauvages de la faune actuelle (*Odocoileus*, *Mazama*, *Dusicyon*, *Sylvilagus*, Oiseaux, etc.).

Une découverte faite en 1928 a causé sensation. Elle a été diffusée d'abord par les journaux locaux, puis par les écrits de F. Spillmann et de M. Uhle. Elle annonçait la survivance jusqu'à notre ère, dans la région d'Alangasi (gis. 20), d'abord de Mastodontes, puis de Mylodontes, de Chevaux sud-américains et de Paléolamas.

La trouvaille fondamentale correspond à un squelette de Mastodonte qui apparaissait à fleur de terre dans la quebrada Callihuaico, près du pont de la route qui va de Alangasi à la Merced (gis. 20 c). Cette superbe pièce a été extraite par F. Spillmann et M. Uhle, et transportée à l'Université de Quito, où elle fut montée et photographiée ; elle a été malheureusement détruite

dans l'incendie de 1929. Pour les auteurs précédents, le Mastodonte aurait été « contemporain de l'homme du cercle culturel Maya », ou plus précisément, toujours selon les mêmes, du IV^e siècle de notre ère. A ce sujet, ils édifièrent un faisceau d'arguments apparemment fort convaincants, bien que la relation prenne parfois le ton d'un véritable roman.

L'animal présentait sur le crâne deux blessures guéries, attribuées à une attaque antérieure réalisée à l'aide de lances de pierre. Il aurait été tué dans un marécage, sur le lieu même de sa trouvaille, par des blocs de roches lancés par les chasseurs depuis le talus voisin, ce qui aurait provoqué en particulier la rupture des vertèbres cervicales. Ensuite les indigènes auraient allumé de grands feux de bois tout autour et à l'intérieur du cadavre pour le rôtir, utilisant de puissants leviers de bois pour mouvoir cette masse pesante. Les côtes droites auraient été détachées pendant la cuisson, puis rongées et jetées au loin, ce qui expliquerait leur absence. Enfin, les hommes auraient laissé comme traces quatre pointes de flèches en obsidienne, un fragment de corne de Cervidé, et de nombreux débris de poteries, lesquelles étaient destinées à faire cuire les quartiers de viande. L'ensemble prend l'aspect d'une fête populaire, dont Spillmann évoque jusqu'à l'atmosphère musicale et chorégraphique, fête qui aurait probablement été interrompue par l'effondrement de la falaise voisine, étant donné que seul un enfouissement immédiat peut expliquer la conservation des empreintes de parties molles de l'animal et des restes d'excréments que le même auteur aurait observés.

Dans ses écrits suivants, F. Spillmann rapporte à la même période préhistorique *tous* les ossements trouvés par lui dans la même zone. Il s'agit d'abord de Mylodontes [1931, p. 21-22], de « *Protauchenia* » [1931, p. 45-46], puis de Chevaux autochtones [1938, p. 377-378 et 382-391], ces derniers constituant pour lui une espèce particulière à laquelle il attribue le nom de *Neohippus postremus*. Et, en accord avec ses écrits, *toutes* les pièces de sa collection provenant d'Alangasi (dans lesquelles je n'ai pas retrouvé de Camélidés), portent les mêmes indications.

Évidemment, rien ne s'oppose, *a priori*, à une possible survivance de certains éléments de la faune pléistocène jusqu'à des temps pré- ou même protohistoriques, et je suis prêt à m'incliner devant des preuves formelles. Il convient d'ailleurs de rappeler ici que, dans le S du continent sud-américain, la survivance de certains animaux pampéens jusque dans l'Holocène s'appuie sur un certain nombre de faits d'observation. Pour ne parler que des plus convaincants, il s'agit par exemple des restes de *Myodon* et d'*Onohippidium* pourvus de peau et de poils et accompagnés d'excréments, trouvés en association avec des restes humains dans la caverne Eberhardt (Ultima Esperanza, S de la Patagonie); il s'agit aussi du fémur de *Toxodon*, dans lequel est encore encastrée une pointe de flèche, qui fut recueilli par C. Ameghino près de Miramar et que j'ai pu examiner au Musée de Buenos-Aires; il s'agit encore des os de *Toxodon*, de *Glyptodon*, de *Macrauchenia* et d'*Equus*, intentionnellement brisés et plus ou moins brûlés, que A. Castellanos a décrits en 1934. Mais il n'en reste pas moins que j'éprouve quelques doutes en face des affirmations concernant le matériel équatorien, doutes qui s'appuient sur les observations suivantes :

a) Il ne me paraît pas impossible que certains des grands Mammifères aujourd'hui éteints aient été contemporains des premiers hommes de l'Équateur. Mais je demeure assez sceptique devant l'hypothèse de leur survivance jusqu'à une époque avancée de la céramique. Dans ce cas, il serait pour le moins étrange que, dans l'art qui a accompagné ces civilisations et qui nous a fait connaître diverses représentations animales, rien ne rappelle des formes aussi étranges que celles d'un Mastodonte; que d'autre part de tels animaux, qui n'ont pu manquer d'impressionner l'homme contemporain, n'aient laissé aucune trace ni dans les souvenirs ni dans les traditions.

b) J'ai exploré avec attention toute la région d'Alangasi et j'y ai rencontré de nombreux Mammifères fossiles, au moins en six points différents y compris la quebrada Callihuaico. Dans tous les cas ces restes sont toujours localisés dans la *cangahua* du 3^e Interglaciaire et correspondent à l'association puninienne classique, avec les espèces suivantes : *E. (Amerhippus) Andium*, *Odocoileus peruvianus*, *Agalmaceros Blicki*, *Haplomastodon Chimborazi* et *Glossotherium (Oreomyodon) Wegneri*. Dans la même région, j'ai observé aussi de nombreux restes de poteries et d'obsidienne travaillée, mais toujours dans la couche terreuse superficielle. Au contraire F. Spillmann trouve *la même faune* (j'ai pu le vérifier sur les pièces de sa collection; les noms spécifiques

distincts qu'il a créés sont essentiellement basés sur une prétendue différence d'âge géologique), mais dans cette zone d'Alangasi, il prétend l'avoir *toujours* rencontrée dans des couches récentes contemporaines de l'homme. Il serait vraiment surprenant que deux chercheurs successifs, travaillant dans les mêmes gisements, rencontrent la même faune, l'un toujours dans le dernier Interglaciaire et jamais dans les couches superficielles, l'autre toujours dans ces dernières et jamais dans des niveaux plus anciens.

c) J'ai visité plusieurs fois l'endroit précis d'où fut extrait le Mastodonte d'Alangasi, seul ou en compagnie de mon collègue W. Sauer, géologue. Sur le lieu même de la trouvaille, situé sur la rive gauche de la quebrada Callihuaico, et qui m'a été précisé par un témoin scientifique, J. Ribadeneira D., il existe effectivement une terrasse fluviale moderne, mais mince ; elle repose sur une argile foncée qui contient quelques galets et de nombreux restes végétaux : fragments de bois petits et gros et même troncs entiers ; ce matériel ligneux a subi une incarbonisation partielle qui lui donne une couleur noire. La même argile lignifère forme le lit du ruisseau et, sur l'autre rive, elle est recouverte par un « tuf d'avenue »¹ de matériel volcanique, celui-ci étant surmonté, également en discordance, par la *cangahua* éolienne du 3^e Interglaciaire. Selon W. Sauer, qui connaît bien le Quaternaire local et qui a visité avec moi la quebrada en aval et en amont du gisement, l'argile lignifère correspond à une phase lacustre du dernier Interglaciaire ou même du déclin de la Troisième Glaciation. Or, il est surprenant que ni F. Spillmann ni M. Uhle n'aient mentionné les restes végétaux incarbonisés (mais non brûlés !) pourtant si apparents. Par contre les mêmes auteurs signalent, dans l'argile qui entourait le Mastodonte, des fragments de bois brûlé, considérés comme des restes de foyers, et de gros leviers formés par des troncs à demi carbonisés. Je ne serais pas surpris que ces soi-disant *angebrannte Holzstücke* correspondent aux végétaux sub-fossiles incarbonisés de l'argile lignifère. Et alors il est permis de se demander si le Mastodonte n'appartiendrait pas à cette dernière formation (c.-à.-d. le niveau géologique habituel de l'espèce), tandis que les fragments de poteries proviendraient de la terrasse moderne. A l'appui de cette possibilité, on peut remarquer que, selon M. Uhle, les morceaux de poteries gisaient disséminés, mais surtout recouvraient l'animal, et que, de même, les pointes d'obsidienne se trouvaient toutes autour des parties les plus élevées du corps. Il se peut même que les observations des découvreurs n'aient pas été absolument erronées. Il est possible, en effet, qu'une érosion partielle, antérieure au dépôt moderne, ait découvert partiellement le squelette de son sédiment pléistocène, provoquant la destruction des parties supérieures (en particulier les côtes, la défense et le membre antérieur du côté droit qui n'ont pas été retrouvés), et que plus tard la partie dénudée ait été recouverte par le dépôt fluvial. Dans une telle hypothèse, le fossile se présenterait dans la situation représentée dans la figure 4.



FIG. 4. — Coupe de la quebrada Callihuaico près d'Alangasi (20 de la carte) avec la position probable du Mastodonte « préhistorique » de F. Spillmann et M. Uhle. En partie d'après W. SAUER.

III^e Interglaciaire : A, argile lignifère avec quelques galets ; T, « tuf d'avenue » ; C, cangahua éolienne.

Postglaciaire : F, terrasse fluviale moderne, avec poteries, etc.

1. Je conserve pour cette formation le nom que lui attribue W. Sauer : *toba de avenida*. Il s'agit en fait d'une brèche due à la consolidation d'une coulée boueuse et qui contient des fragments anguleux de matériel volcanique noyés dans un tuf.

Bien entendu, je ne prétends pas donner ici une réponse définitive à un problème délicat à l'extrême, mais simplement présenter quelques objections à l'interprétation admise jusqu'ici sans discussion.

En résumé, la survivance des Mastodontes en Équateur jusqu'aux temps préhistoriques ne me paraît pas démontrée avec certitude. Et je ne parlerai pas de celle des Chevaux et des Mylodontes que, simplement pour les avoir trouvés dans la même zone, F. Spillmann considère comme contemporains de l'homme. Si d'ailleurs on remarque une fois de plus que les espèces créées par F. Spillmann sur le matériel d'Alangasi ne reposent sur aucune base anatomique valable, et qu'elles sont en réalité synonymes des espèces puniniennes homologues, on doit admettre qu'il serait fort étrange que *toute* cette faune ait survécu dans la seule région d'Alangasi, alors que son extinction coïnciderait avec la 4^e Glaciation dans le reste du pays.

La contemporanéité de l'homme et des Mammifères puniniens peut revêtir un autre aspect : il n'est pas impossible, *a priori*, que les premiers hommes aient apparu en Équateur à l'époque interglaciaire où vivaient ces animaux disparus.

C'est une hypothèse semblable qui s'est fait jour à propos de la découverte du « crâne de Punín », effectuée en 1923 par G. H. H. Tate et H. E. Anthony, et sur laquelle ont écrit H. E. Anthony [1925], L. R. Sullivan et M. Hellman [1925]. L'étude minutieuse de la pièce, effectuée par ces derniers auteurs, la place dans l'espèce *Homo sapiens*, et lui reconnaît de nombreuses analogies avec les races actuelles d'Australie et de Mélanésie. Les deux anthropologistes se refusent à aborder la question de l'âge géologique du fossile. H. E. Anthony, tout en se gardant de se prononcer, envisage cependant la possible contemporanéité du crâne humain et des Mammifères pléistocènes de Punín.

En fait, les Mammifères puniniens appartiennent au dernier Interglaciaire. D'autre part, W. Sauer, d'après des indications orales, parallélise ses quatre glaciations de l'Équateur avec les quatre glaciations alpines, de sorte que pour lui le 3^e Interglaciaire correspondrait à l'intervalle Riss-Würm. Si ces vues sont exactes, il est tout à fait improbable que des représentants de *Homo sapiens*, qu'on ne connaît dans le Vieux Monde qu'à la fin du Würm, puissent se trouver en Amérique du Sud dans le Prévürmien. Mais, bien entendu, cet argument ne vaut que si la 4^e glaciation andine est effectivement synchrone de la dernière glaciation alpine.

Par ailleurs, il faut souligner que H. E. Anthony précise que le crâne de Punín n'a pas été trouvé associé aux ossements de Mammifères fossiles, mais qu'au contraire il a été recueilli dans un intervalle de la quebrada où ces derniers étaient absents; de plus, le terrain qui le contenait ne montrait aucune trace de consolidation. Ceci me conduit à supposer qu'il s'agissait probablement d'une formation superficielle plus récente. Notons aussi que le fait d'avoir observé des restes fossiles de Mammifères, tout autour du gisement à une distance de 50 à 100 m, ne permet de tirer aucune conclusion. Si en effet on se reporte à la coupe de W. Sauer, reproduite dans la figure 3 gauche, on voit qu'une pièce postglaciaire peut très bien se rencontrer à moins de 1 m de distance d'un fossile interglaciaire, et, qui plus est, les deux échantillons pourraient se trouver sur le même niveau horizontal, étant donné le caractère périclinal des dépôts. Seule une étude géologique précise peut établir leurs âges respectifs.

En conclusion, je crois que l'interprétation la plus vraisemblable consiste à attribuer un âge postglaciaire au crâne en question, âge par conséquent postérieur à celui de la faune puninienne.

2. *La faune puninienne (3^e Interglaciaire).* — Dans leur très grande majorité, les gisements énumérés plus haut correspondent au 3^e Interglaciaire. Les fossiles s'y rencontrent principalement dans la cangahua éolienne, surtout au voisinage des horizons qui contiennent des « boules de cangahua » ; mais on en rencontre aussi dans les sédiments lacustres plus profonds. Il arrive même que des gisements voisins correspondent à différents types de sédimentation : c'est ainsi

que dans le voisinage de Punín (gis. 30), les fossiles de la quebrada Colorada se trouvent principalement dans les couches accumulées au fond d'un petit lac qui occupait la région ; dans la quebrada voisine de Chalán, ce sont des dépôts de pentes, généralement de caractère éolien, qui fournissent les restes fossiles.

Les os sont plus ou moins faciles à dégager suivant le degré de consolidation du sédiment. La cangahua du 3^e Interglaciaire, éolienne ou lacustre, est originellement assez meuble ; mais on observe fréquemment l'action d'eaux minérales qui ont cimenté localement la formation, de sorte que la gangue est parfois plus résistante que le fossile qu'elle entoure : ce phénomène est particulièrement fréquent dans la région de Punín.

Les gisements sont répartis tout au long des *hoyas* où l'on observe le développement des formations interglaciaires, c'est-à-dire depuis le S de Riobamba jusqu'au N du pays. Mais on notera qu'ils sont particulièrement denses et riches en deux zones privilégiées : Punín au S de Riobamba et Alangasí à l'E de Quito. Il se trouve que l'une et l'autre se situent au voisinage d'anciens appareils volcaniques, le Tulabug et l'Ilaló, et qu'on y observe des phénomènes hydrothermaux dont les manifestations persistent encore dans la région d'Alangasí. Certains ont voulu voir dans l'existence de ces sources minérales une attraction qui expliquerait la concentration locale d'animaux. Ce n'est pas impossible, mais je croirais plus volontiers que des lacs situés dans ces dépressions ont constitué des abreuvoirs naturels et ont facilité le développement des herbages aux alentours. Il se peut aussi que les sources minérales, surtout à Punín, aient joué un rôle fossilisateur favorisant ainsi la conservation des éléments squelettiques.

Suivant les cas, et dans les mêmes gisements, on peut trouver des squelettes entiers ou des pièces isolées, parfois même, mais rarement, des éléments manifestement roulés. Cependant la récolte d'individus entiers sera très improbable tant qu'on ne pourra pas effectuer des excavations systématiques. En effet, les squelettes sont généralement mis à jour par l'érosion, et souvent en partie détruits avant que ne soit entreprise leur extraction.

La faune est riche en individus, mais relativement pauvre en espèces. Il est vrai qu'en général on ne retrouve que les restes de grands animaux, tandis que les petites formes n'ont pas laissé de traces, probablement par suite des conditions de la fossilisation.

Les animaux les plus abondants sont les Chevaux, *E. (Amerhippus) Andium* WAGNER-BRANCO, particulièrement abondants dans la région de Punín, mais que l'on retrouve jusqu'au N de Quito. Il s'agit d'un animal de montagne, aux formes courtes et trapues. Il était accompagné par un grand Lama, *Palaeolama Reissi* (BRANCO) qui était assez fréquent dans les environs de Punín, mais semble se raréfier vers le N. Les Cervidés étaient représentés par deux espèces au moins, dont l'une n'est pas séparable de l'actuel *Odocoileus peruvianus* (GRAY), tandis que l'autre appartient à un genre éteint, *Agalmaceros* gen. nov., dont l'espèce type est *A. Blicki* (FRICK). Les Mastodontes n'étaient pas rares dans tout le couloir interandin ; la forme commune, contrairement à l'opinion classique, n'est pas le « Mastodonte de Cordillères » de Cuvier, mais une forme toute différente : *Haplomastodon Chimborazi* (PROAÑO). Il se peut cependant que quelques exemplaires de *Cuvieronius hyodon* (FISCHER) appartiennent au même niveau géologique ; mais d'une façon générale ce dernier, au moins dans sa conception classique, est une forme plus ancienne, abondante dans le Pléistocène ancien de Bolivie. Parmi les Édentés, les Mylodontes étaient représentés par *Glossotherium (Oreomyodon) Wegneri* (SPILLMANN) qui paraît avoir été particulièrement fréquent dans la partie septentrionale ; un grand Tatou, *Propaopus magnus* (WOLF), dont on connaît des parents en Bolivie, en Argentine et au Brésil, a laissé quelques restes dans la zone de Punín. Les Carnivores étaient relativement rares. On y distingue un Canidé qui ne paraît pas différent de l'actuel « Lobo de Páramo » : *Dusicyon culpaeus Riveti* (TROUESART). Les Félidés comprenaient des formes puissantes : un grand Puma, *Felis (Puma) platensis*

AMEGHINO, un Jaguar plus fort que *Panthera onca palustris* (AMEGHINO) et un *Smilodonta*, *Smilodon* sp.

Tout cet ensemble a un aspect relativement moderne, bien qu'il soit constitué en majorité par des espèces éteintes. Mais ses caractères négatifs me paraissent significatifs. On y note en effet l'absence d'un certain nombre de genres classiques du Pléistocène sud-américain, en particulier *Toxodon*, *Macrauchenia*, *Hippidion*, *Onhippidium* et tous les *Glyptodontidae*. Il se peut que l'absence de certains de ces animaux soit due aux conditions écologiques locales. Mais l'explication ne semble pas valable pour les Chevaux hippidiformes qui vivaient en compagnie de représentants d'*Amerhippus* dans d'autres régions et qui ont atteint les hautes vallées andines, en particulier en Bolivie et au Pérou. Il en est de même des Glyptodontes, dont je viens de connaître un exemplaire recueilli aux environs de Puno (Pérou) à près de 4.000 m d'altitude. Pour ma part, je crois que ces divers genres s'étaient déjà éteints, à l'époque du 3^e Interglaciaire, au moins dans la région équatorienne qui nous intéresse ici.

L'ensemble faunistique présenté plus haut nous renseigne sur les caractéristiques du couloir interandin durant le 3^e Interglaciaire. Si l'on en juge par la présence de deux espèces actuelles *Odocoileus peruvianus* et *Dusicyon culpaeus*, qui sont restreintes aujourd'hui à des habitats d'altitude, il faut admettre que le couloir se trouvait approximativement à la même hauteur que de nos jours, certainement en tout cas au-dessus de 2.000 m. D'ailleurs tous les autres éléments de la faune indiquent un terrain découvert, tel qu'on l'observe sur les hauts plateaux andins, et non une zone boisée subtropicale. Il est cependant probable que la région était plus herbue qu'aujourd'hui, plus humide, grâce aux eaux de fonte des glaces de la 3^e Glaciation, qui s'accumulaient dans des lacs dont on retrouve des sédiments tout au long du couloir interandin.

3. *La faune chichéenne (Probablement 2^e Interglaciaire).* — Comme je l'ai déjà dit, je n'ai fait personnellement aucune récolte qui appartienne incontestablement au 2^e Interglaciaire. Cependant un certain nombre de pièces que j'ai pu observer se placent vraisemblablement à ce niveau géologique.

Il s'agit d'abord d'une trouvaille faite par F. Spillmann lors de la construction de la route qui traverse le río Chiche à l'E de Tumbaco (gis. 17). L'aspect des fossiles et l'association qu'ils représentent sont clairement distincts de ceux du 3^e Interglaciaire.

Si l'on considère la coupe du río Chiche (fig. 2), il y a toutes chances pour que cette récolte corresponde au 2^e Interglaciaire ou peut-être même à des niveaux plus inférieurs. J'ai personnellement exploré attentivement cette coupe, mais n'ai pu rencontrer aucune trace de fossiles antérieurs à la 3^e Glaciation, et qui auraient pu me permettre de situer exactement la trouvaille de F. Spillmann. Il semble que, par un hasard heureux, un coup de dynamite ait mis à jour une poche de fossiles lors de la construction de la route; mais dans l'ensemble, les formations considérées sont pratiquement sans fossiles. Il est peu probable cependant que la récolte ait été faite dans les couches du Pluvioglaciaire ou du 1^{er} Interglaciaire, car F. Spillmann désigne ces dernières formations comme « conglomérats pliocènes », et précise que ses fossiles ont été rencontrés à un niveau supérieur. D'ailleurs les fragments de gangue conservés sur ceux-ci rappellent beaucoup plus les dépôts que j'ai observés dans le 2^e Interglaciaire. De plus, il faut signaler l'existence de cendres volcaniques fortement cimentées et adhérentes en certains points des pièces fossiles, ce qui me les fait considérer comme postérieures à la 2^e Glaciation, époque à laquelle commencent les paroxysmes volcaniques du Quaternaire de la région. Sur la base de ces diverses observations, il est hautement probable que le matériel considéré appartient bien au 2^e Interglaciaire.

Quelques pièces de cette récolte, avec leurs étiquettes respectives, figurent dans la collection que F. Spillmann avait déposée à l'Ambassade d'Allemagne. D'autres ont été retrouvées dans les

caves de l'Université centrale, mais sans indication de provenance ; j'ai pu les reconnaître grâce à leur aspect très caractéristique. En effet, les os sont tous profondément craquelés en surface, et fortement minéralisés postérieurement à ces craquelures. Ces particularités, outre la couleur des pièces et les caractères de la gangue, ne peuvent prêter à confusion.

De toute façon, cette récolte correspond à un ensemble faunistique très particulier auquel je donne le nom de *Chichéen* pour le distinguer du *Puninien* déjà considéré.

L'animal le plus caractéristique est un Cheval, *E. (Amerhippus) Martinei* (SPILLM.), dont la diagnose originale est pratiquement inexistante, mais dont je décrirai plus loin le matériel type. C'est un animal remarquable par ses formes courtes et pesantes, plus exagérées encore que chez *E. Andium*, bien que sa taille soit plus élevée. Il est accompagné par un grand Lama, *Palaeolama crassa* sp. nov., qui, parallèlement, se distingue de *P. Reissi* par ses proportions beaucoup plus massives. Un Mastodonte signalé comme « *Bunolophodon* sp. nov. » par F. Spillmann [1938], n'est malheureusement représenté que par quelques dents assez détériorées, qu'il est impossible de classer avec certitude, bien qu'il y ait de fortes chances pour qu'il s'agisse d'un représentant du genre *Haplomastodon*. Un Cerf, dont je n'ai vu que l'atlas, correspond probablement au « *Palaeodocoileus* sp. nov. » mentionné par F. Spillmann [1938] : il me paraît se rapprocher surtout du genre *Agalmaceros*. Enfin F. Spillmann [1938] mentionne l'existence d'un *Megatherium* sp. et d'un *Mylodon* sp., dont je n'ai pas retrouvé trace. Par contre, j'ai observé dans le matériel original un fémur incomplet de grande taille. Le fragment, qui comprend l'extrémité distale et une partie de la diaphyse, mesure 330 mm de longueur, 82 de largeur minima de la diaphyse, 161 de largeur au niveau des épicondyles, et 103 d'épaisseur distale ; je n'ai pu le déterminer ; j'en ai communiqué des dessins au Dr G. G. Simpson qui, étant donné le mauvais état de la pièce, n'a pu se prononcer à son sujet. Quoi qu'il en soit, il est certain que cet os ne correspond à aucun des grands animaux classiques du Pléistocène sud-américain. Il s'agit certainement d'une forme inédite dont il serait très intéressant de retrouver d'autres restes.

Cette dernière observation montre que la faune chichéenne est encore très incomplètement connue. On ne peut donc analyser ses caractères négatifs et essayer de les interpréter comme il a été fait pour le Puninien. Au contraire, je suis convaincu que des trouvailles ultérieures mettront à jour des genres qui n'ont pas dépassé le Pléistocène moyen et qui sont par conséquent absents de l'ensemble puninien.

Il n'est pas impossible qu'on puisse rattacher également à *E. (Amerhippus) Martinei*, et par conséquent au Chichéen, quelques séries dentaires qui dépassent les dimensions habituelles de *E. Andium*. Il s'agit par exemple du lectoparatype de *Martinei*, trouvé par F. Spillmann dans la vallée du río Ambato (gis. 26) ; de trois prémolaires que j'ai récoltées à Calderón (gis. 9 b) ; enfin d'un maxillaire et d'une branche mandibulaire que j'ai recueillis dans la quebrada Alpamala (gis. 23 a).

C'est probablement encore au même niveau qu'il faut attribuer le fragment de défense bien caractérisé de *Cuvieronius hyodon*, récolté par J. Ribadeneira Ch., dans la descente du cañon du Guayllabamba (gis. 8) et auquel adhère encore un bloc de tuf volcanique.

Il est difficile de donner une idée d'ensemble sur une faune aussi imparfaitement connue. Cependant les deux éléments les plus caractéristiques, le Cheval et le Paléolama, se présentent comme des formes lourdes et trapues, de type montagnard, et non comme de vrais coureurs. Il faut en inférer que, dès cette époque, le couloir interandin présentait une altitude notable. Par ailleurs, nous verrons que le caractère très spécialisé de ces deux formes rend très improbable une filiation directe vers les types homologues de la faune puninienne. Il y a donc tout lieu de penser que, au moins dans ses éléments principaux, la faune du 2^e Interglaciaire s'est éteinte localement à la fin de cette période et a été remplacée après la 3^e Glaciation par des immigrants, probablement originaires du S, car certaines affinités apparaissent entre les faunes tarijéenne et puninienne.

4. *Faunes de niveaux indéterminés.* — Les gisements de la région de Cuenca et de la partie

plus méridionale sont beaucoup plus difficiles à dater car ils se trouvent au S de la zone de volcanisme quaternaire et par conséquent hors de la région où s'est développée la *cangahua*. Les études stratigraphiques y sont donc particulièrement délicates. Les restes fossiles trouvés dans cette partie sont d'ailleurs fort peu nombreux. On peut signaler principalement le *Cuvieronius hyodon* (FISCHER) du Collège de Cuenca, qui provient de Baños de Cuenca (gis. 32) et qui pourrait appartenir à un niveau relativement ancien si l'on en juge par l'âge géologique de cet animal en Bolivie. Il faut aussi mentionner le *Drytomomys aequatorialis* ANTHONY, récolté plus au S près de Nabón (gis. 33), dans une caverne creusée dans un tuf volcanique; le fossile a été recueilli dans le remplissage de la caverne, vraisemblablement quaternaire; mais il serait nécessaire d'établir s'il n'était pas originellement inclus dans le tuf volcanique, lequel est certainement préquaternaire, probablement pliocène.

Par ailleurs, parmi les fossiles de l'ancien fonds de l'Université centrale, dont aucun ne porte d'indication de provenance, il en est deux qui appartiennent à des espèces que je ne connais pas dans les gisements classiques. Il s'agit d'abord d'un fragment de molaire de Mastodonte, qui pourrait appartenir à un *Stegomastodon* s. s.; mais de telles pièces figurent parfois dans les collections d'enseignement achetées à l'étranger, de sorte qu'il n'est pas du tout certain que l'échantillon soit de provenance équatorienne. Par contre, il est fort probable qu'une première phalange d'Équidé, que je rapporte au genre *Onohippidium*, soit en réalité une pièce du Pléistocène ancien de l'Équateur. Il est regrettable que la provenance précise soit perdue, car elle représenterait probablement la limite Nord atteinte par le genre.

La Région littorale.

Les formations quaternaires de la région occidentale de l'Équateur, entre les Andes et le Pacifique, sont de deux types : marin et fluviatile.

Les sédiments marins ne sont développés que dans les zones qui ont subi un soulèvement récent, ce qui n'est pas la règle générale. En effet, on observe en certains points des preuves évidentes d'affaissement de la côte, principalement dans la région d'Esmeraldas et dans celle de Bahía de Caráquez. La côte S, dans la province de El Oro, a aussi subi un important affaissement durant le Quaternaire, et ce n'est qu'à la fin de cette même période qu'un mouvement ascendant s'est produit, donnant lieu à une terrasse marine largement étendue à l'intérieur des terres. Par contre, le saillant compris entre la baie de Manta et le golfe de Guayaquil montre les traces de trois soulèvements successifs qui ont produit trois terrasses étagées, connues localement sous le nom de *tablazos*. Bien entendu, la faune de ces *tablazos* est typiquement marine et ne contient pas de Vertébrés terrestres. Mais nous verrons plus loin que localement des formations d'estuaire peuvent s'associer ou se substituer aux sédiments marins, et que par conséquent ceux-ci peuvent permettre de préciser la date de celles-là.

Les formations fluviatiles sont surtout développées dans le grand bassin du Guayas, ou plus précisément des deux cours d'eau dont il est la réunion : la Daule et le Babahoyo. On trouve également des sédiments de même nature dans toute la zone d'embouchure, aussi bien sur les bords du continent que sur les îles du delta, dont la principale est Puná. Parmi les autres cours d'eau actuels, le seul qui présente un alluvionnement important est le Santiago dont l'embouchure forme un delta très étendu à l'extrême N du pays. Cependant, du point de vue qui nous intéresse ici, les petits fleuves côtiers répartis tout au long de la côte ne sont pas sans intérêt. Nous verrons, par exemple, que des dépôts formés dans la péninsule de Santa Elena par des cours d'eau aujourd'hui asséchés contiennent les plus beaux gisements connus actuellement dans la région littorale de l'Équateur.

Les seuls gisements productifs que je connaisse, directement ou indirectement, se rencontrent dans la province du Guayas : péninsule de Santa Elena, vallée du río Daule et île de Puná. Sur la foi de diverses informations orales, j'ai vainement parcouru la côte des provinces de Manabí et d'Esmeraldas : d'une façon générale, les prétendus os fossiles qui m'étaient signalés appartenaient à des Baleines rejetées par la mer actuelle ! Cependant je ne serais pas surpris qu'une récente indication concernant le moyen Santiago, et que je n'ai pu encore contrôler, corresponde effectivement à un authentique gisement.

J'accorderai une importance particulière, justifiée par une richesse exceptionnelle et par une position stratigraphique bien datée, à la région de La Carolina, près de Santa Elena (gis. 34). Je n'ajouterai que quelques mots sur les autres gisements dont l'âge est imprécis et le matériel relativement réduit.

LE GISEMENT DE LA CAROLINA (pén. de Santa Elena). — La péninsule de Santa Elena constitue une unité anticlinale très disloquée, injectée de produits éruptifs tertiaires, développée à l'W de la fosse de subsidence de Progreso. J'en ai donné antérieurement [1948d] les grandes lignes de l'histoire pléistocène, ainsi qu'un aperçu de sa structure.

Les affleurements les plus anciens consistent en d'anciennes argiles très plissées et fortement silicifiées postérieurement, dont la couleur varie du vert olive au noir; les géologues de l'Anglo Ecuadorian Oilfields Ltd. donnent à cette formation le nom de « chert » et la placent dans l'Éocène inférieur; au contraire, ceux de l'International Petroleum Co., et principalement H. E. Thalmann, la désignent comme « horsteno » (traduction espagnole de « hornstein ») et, sur la base d'analyses micropaléontologiques, la placent dans le Crétacé supérieur. Quoi qu'il en soit, ce « chert » a une grande importance structurale et constitue, en direction WNW-ESE, l'arête de la péninsule. Il est probable qu'un premier plissement tertiaire ait affecté la région durant l'Éocène inférieur. A partir de l'Éocène moyen s'est effectuée une nouvelle transgression marine, qui y a laissé de puissants dépôts : ce sont principalement des grès et des argiles feuilletées (« shales »), souvent très redressées et fracturées. On y distingue un Éocène moyen, révélé seulement par les perforations (grès d'Atlanta, etc.), un Éocène supérieur qui affleure dans la région d'Ancón (clay pebble bed, shales et grès de Socorro, shales de Seca) et un Oligocène inférieur (grès d'Ancón, etc.) où s'observent de fortes influences continentales. C'est probablement à l'Oligocène moyen que s'est produit un plissement important, qui a provoqué l'émersion de toute la région, au delà des fosses de subsidence qui continueront à fonctionner jusqu'au Miocène moyen.

Après une longue émersion, la péninsule de Santa Elena est de nouveau recouverte par les eaux marines au début du Quaternaire. Mais elle subit, durant cette dernière période, trois soulèvements successifs qui occasionnent la formation de trois terrasses marines ou *tablazos*. La mer du 1^{er} tablazo, la plus ancienne, a laissé des vestiges de sa plate-forme d'érosion et occasionnellement de ses dépôts au sommet des collines de la Puntilla et de Ballenita, au-dessus de la cote 75. Le 2^e tablazo correspond à la plaine de Santa Elena (35-40 m) et à une plate-forme intermédiaire de la colline de la Puntilla (45-50 m). Le 3^e tablazo est développé dans toute la zone de Salinas à une altitude de 2 à 10 m. Tous ces dépôts contiennent une abondante faune marine dont j'ai commencé l'inventaire.

On peut désigner, sans donner à ces termes une rigueur exagérée, comme Pléistocène inférieur, moyen et supérieur, les dépôts correspondants aux 1^{er}, 2^e et 3^e tablazos.

C'est également au Pléistocène supérieur qu'il convient d'attribuer une formation d'estuaire, sur laquelle nous reviendrons, que l'on observe depuis Santa Paula au S jusqu'à La Carolina au N, et creusée dans le 3^e tablazo marin, à l'W de petites élévations chertiques que le fleuve devait probablement contourner.

Au Pléistocène terminal, la région, dont le climat devient de plus en plus sec, est recouverte par une formation éolienne, constituée par un sable très fin où se rencontrent deux Gastéropodes terrestres : *Porphyrobaphe iostoma* (Sow.) et *Bulimulus bilineatus* (Sow.). On retrouve le même dépôt indifféremment sur les plates-formes des 2^e et 3^e tablazos, sur l'ancien estuaire et sur les pentes.

Vers la même époque, et probablement à la suite du soulèvement de l'arête N de la péninsule, l'ancien fleuve paraît avoir subi une déviation de son cours terminal vers le S, de sorte qu'il vient déboucher dans une lagune, aujourd'hui asséchée, et où l'on a creusé des marais salants alimentés par infiltration. J'en ai analysé la faune dans une étude présentée au Premier Congrès Latino-Américain de Biologie marine (Valparaiso-Viña del Mar, 1949). Pendant ce temps, des formations continentales récentes continuent à se former sur les parties émergées ; on y trouve de nombreux vestiges de la présence de l'Homme ; ossements, poteries, statuettes, amas de coquilles et quelques débris de Poissons.

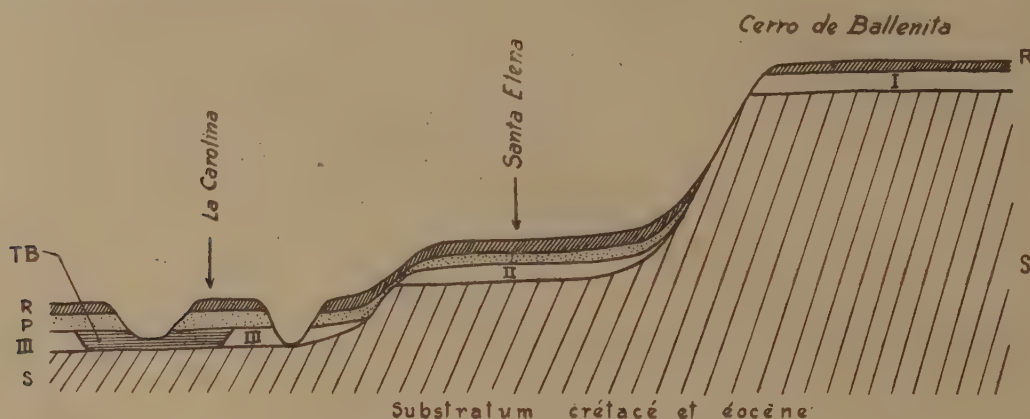


FIG. 5. — Schéma du Quaternaire dans la péninsule de Santa Elena (34 de la carte).

S : Substratum (Crétacé supérieur et Éocène redressés) ; I : 1^{er} Tablazo marin ; II : 2^e Tablazo marin ; III : 3^e Tablazo marin ; TB : Tierra brea (estuaire de La Carolina) ; P : Formation continentale à *P. iostoma* ; R : Formation récente, généralement éolienne.

Les formations d'estuaire, qui nous intéressent spécialement ici car elles sont les seules à contenir une faune continentale pléistocène, reposent sur un socle variable : chert ou argiles vertes lustrées qui correspondent probablement au Crétacé supérieur. Elles sont fortement imprégnées de pétrole ou de produits bitumineux, émigrés de la profondeur par des fissures. La succession la plus courante comprend une épaisseur variable de sables pétrolifères sans fossiles qui sont exploités sous formes de puits peu profonds depuis une époque reculée. Vient ensuite une couche de quelque 50 cm de « tierra brea » compacte, très riche en bitume et qui sert localement pour le recouvrement des routes. Au-dessus se trouve un sable fin de couleur brune, due également à des produits bitumineux mais beaucoup moins abondants. Enfin, l'ensemble est recouvert par une poussière blanche ou grise, éolienne, qui appartient à la formation continentale à *Porphyrobaphe iostoma* du Pléistocène terminal. Des coquilles marines roulées, arrachées aux tablazos quaternaires, peuvent se rencontrer dans la formation fluviale. On y trouve aussi des galets, parfois disséminés, parfois interstratifiés sous forme de lits minces à la base ou entre les couches précédentes. Les termes inférieurs peuvent manquer, près de la côte en particulier, où la tierra brea, riche en galets, repose directement sur le substratum.

L'âge de la formation est donc bien défini : il se place entre celui des dépôts marins du 3^e tablazo et celui de la couche éolienne du Pléistocène terminal. Il s'agit donc du Pléistocène supérieur,

Par contre, je ne crois pas que les divisions introduites par F. Spillmann [1942], qui distingue trois horizons dans la formation fluviatile, aient une signification réelle. Ces horizons ne se retrouvent pas à distance et les arguments paléontologiques invoqués sont bien discutables. En effet, le fait de trouver des restes fossiles de plus petite taille dans les couches supérieures que dans les inférieures, traduit seulement des changements locaux dans le régime du fleuve qui, lorsque son cours est lent, ne charrie que des sables fins et des restes animaux ou végétaux de faible poids.

C'est dans la tierra brea et dans les sables bruns superposés que l'on retrouve d'abondants restes fossiles, dont la conservation a été certainement favorisée par la forte imprégnation bitumineuse. La richesse du gisement est telle qu'elle a frappé les indigènes dès avant la conquête espagnole, donnant lieu aux légendes de géants dont j'ai déjà parlé. Parmi les principaux chercheurs qui y ont récolté des pièces fossiles, on peut citer : T. Wolf (vers 1880), J. C. Blick et Ch. Falkenbach (1930-31), F. Spillmann (1937-38), diverses Institutions de Guayaquil et des géologues des Compagnies pétrolières, G. E. Lewis (1941), R. et H. Hoffstetter (1946-1949).

LA FAUNE CAROLINIENNE (Pléistocène supérieur). — Les restes organiques trouvés dans le gisement de La Carolina comprennent une grande variété de formes animales. Mais, en outre, on recueille de nombreux fragments végétaux, dont la tierra brea est parfois pétrie : c'est la « capa de palitos » des ouvriers locaux. Leur étude histologique n'a pas été faite. Cependant, de nombreuses épines que l'on retrouve parmi eux paraissent appartenir à une Euphorbiacée de régions sèches, voisine d'une espèce qui vit actuellement dans la même zone. Je considère comme absolument fantaisiste l'opinion de F. Spillmann [1942], qui suppose que ces végétaux sont des déchets rejetés par les Mégathériums, et qui établit une relation entre leur longueur moyenne dans les différentes couches et la taille des Mégathériums correspondants !

La faune comprend d'abord des Insectes qui sont assez communs. Des échantillons communiqués par F. Spillmann à l'entomologiste F. Campos de Guayaquil, ont été rapprochés par celui-ci des genres actuels suivants : *Megadytes* (*Dityscidae*), *Hegemona* et *Zophobas* (*Tenebrionidae*), *Tetracha* (*Cicindelidae*), les deux premiers étant les plus fréquents. C'est sur ces bases que F. Spillmann [1942] introduit un certain nombre de *nomina nuda* : *Palaeomegadytes Spillmanni*, *Protohegemona palaeobia*, *Protohegemona sarcophaga*, *Zophoboides antiquus*, *Prototetracha fossilis*, noms que les étiquettes de sa collection attribuent à F. Campos.

Les Batraciens sont assez rares et ne sont représentés que par quelques os d'un grand Anoure.

Parmi les Reptiles, les *Squamata* sont peu fréquents. Ils comprennent : un petit Téjidé (*Dicrodon* sp.), un grand Iguanidé (*Iguana* sp.) et comme Serpent un petit Boïdé. Par contre, les restes de Tortues sont relativement abondants. On y distingue un grand *Testudo* (Testudinidés) voisin des Tortues éléphantines actuelles, et dont certains fragments indiquent une longueur de carapace de l'ordre de 1,10 m ce qui place ces individus parmi les plus gros échantillons signalés dans la groupe actuel. Une petite forme, étudiée par G. Orcés, appartient au genre *Geoemys* (Emydidés). Enfin il faut signaler l'existence d'un Crocodilidé : se on G. Orcés, il appartient au groupe des Caïmans et non à celui des Crocodiles, malgré l'opinion contraire de F. Spillmann [1942]; ce fait mérite d'être souligné, car actuellement on ne trouve plus que des Crocodiles (*Crocodilus*) dans la région littorale équatorienne, tandis que les Caïmans (*Caïman*, *Melanosuchus*, *Jacaretinga*) représentent le même ordre dans le bassin amazonien.

Les os d'Oiseaux sont extraordinairement fréquents auprès du campement de La Carolina et se trouvent aussi bien dans la tierra brea que dans les sables bruns susjacentes. Leur étude est en cours : elle nécessite une longue préparation de matériel de comparaison. J'ai pu y distinguer des représentants de huit ordres différents :

COLUMBIFORMES. *Columbidae* : Une petite colombe, assez commune, un peu plus petite que *Leptotila Verreauxi* (BONAPARTE).

CHARADRIIFORMES. Diverses espèces dont une abondante.

ANSÉRIFORMES. *Anatidae* : Trois espèces de canards, du type *Anas*, dont une, de la taille de *Anas* (*Nettion*) *Andium* SCLATER et SALVIN, est très commune. Cette dernière a été nommée *Archeoquerquedula Lambrechtii* gen. et sp. nov. par F. Spillmann [1942], sans que cependant ce genre nouveau ait reçu une définition.

CATHARTIFORMES. *Cathartidae* : On observe deux espèces de vautours, mais peu communes. L'une se rapproche par sa taille des « gallinazos » actuels (*Coragyps atratus* (BECHSTEIN) et *Cathartes aura* (L.)), mais s'en distingue par des détails morphologiques. L'autre est un condor, beaucoup plus grand que l'actuel *Sarcorhamphus papa* (L.) du littoral, mais cependant un peu plus petit que le *Vultur gryphus* L. des Andes.

ACCIPITRIFORMES. *Falconidae* : Un faucon (*Falconinae*) de forte taille, est relativement commun. Deux *Polyborinae* (faucons à pattes grêles), sont également présents; l'un a la taille de *Phaleobaenus megalopterus* (MEYEN) mais il est différent; l'autre est plus petit que toutes les espèces actuellement connues en Équateur.

Accipitridae : On y distingue 4 espèces. L'une énorme, atteignait la taille de *Morphnus Woodwardi* MILLER; une autre celle de *Hypomorphnus fragilis* (MILLER); une troisième celle de *Hypomorphnus urubitinga* (GMELIN); la quatrième était de dimensions réduites.

STRIGIFORMES. *Bubonidae* : Une chouette, rare, était plus puissante que *Pulsatrix perspicillata* (LATHAM).

PSITTACIFORMES. *Psittacidae* : Un petit perroquet, extrêmement commun, a été décrit par F. Spillmann [1942] sous le nom de *Protoconurus Roosevelti* gen. et sp. nov. Il ne me paraît pas génériquement distinct des *Aratinga* actuels.

PASSERIFORMES : Plusieurs passereaux complétaient cette avifaune, avec une petite espèce particulièrement fréquente.

Les Mammifères forment un ensemble riche et varié. On y trouve fréquemment des restes d'un Mastodonte qui appartient à un groupe tropical : *Stegomastodon* (*Aleamastodon*) *guayasensis* subgen. et sp. nov. Les Édentés sont également abondants et certains atteignent une taille gigantesque; les Mégathéridés sont représentés par un genre particulier, intertropical, nommé *Eremotherium*; on y distingue deux espèces *E. carolinense* SPILLM. et *E. elenense* HOFFSTETTER; parmi les Mylodontidés, *Scelidotherium Reyesi* sp. nov. est fréquent, tandis que *Glossotherium tropicorum* sp. nov. est rare; les grands Tatous figurent aussi dans la faune avec *Chlamytherium occidentale* sp. nov. Trois Ongulés appartiennent au même ensemble; ce sont un Cheval (*E. (Amerhippus) Santa-Elenae* (SPILLM.)), un Camélidé (*Palaeolama aequatorialis* sp. nov.) et un Cervidé (*Odocoileus Salinae* (FRICK)). Les Rongeurs sont peu nombreux et comprennent un grand « Capibara » (*Neochoerus Sirasakae* (SPILLM.)) et des Echimyidés. Parmi les Carnivores, il faut citer d'abord un petit Renard, voisin de l'actuelle « zorra pampira » (*Dusicyon Sechurae* THOMAS) qui paraît avoir pullulé dans la région. Il était accompagné par un grand Canidé, *Procyon Orcesi* sp. nov. assez rare. Enfin un grand Puma et surtout un *Smilodon* représentaient les fauves les plus puissants.

L'aspect d'ensemble de cette faune confirme l'âge pléistocène supérieur que lui confère sa position stratigraphique. On y remarque en effet que, bien qu'elle comprenne de nombreuses formes éteintes, on y note des absences significatives, en particulier celles de *Hippidion*, *Onohippidium*, *Toxodon*, *Macrauchenia*, et aussi celle des *Glyptodontidae*. Il est particulièrement curieux que ces absences soient précisément les mêmes que celles qui ont été relevées dans la faune puninienne de la Sierra. Il est par suite très improbable qu'elles soient dues à des conditions écologiques qui auraient empêché localement le développement de ces groupes, puisque nous les observons dans deux milieux totalement distincts, celui de la côte et celui des Andes. Je répète que, plus probablement, ces formes s'étaient éteintes en Équateur avant la dernière période du Pléistocène. Il en résulte que, malgré une différence profonde dans la composition spécifique

et en partie générique des faunes de La Carolina et de Punín, les deux ensembles étaient probablement contemporains, mais caractérisaient deux milieux biologiques différents. Cependant, il me semble plus prudent de les désigner par des appellations distinctes, lesquelles traduiront vraisemblablement une simple différence de faciès. Pour cette raison j'attribuerai le nom de *Carolinien* (*Carolinense* en espagnol) à l'ensemble faunistique défini précédemment et au niveau géologique correspondant de la région littorale.

Si l'on compare ces deux niveaux équatoriens, Puninien et Carolinien, avec la série argentine, on remarquera que les premiers présentent un caractère un peu plus moderne que le Bonaérien (incl. Lujanien). Il semble donc qu'ils se placent à un niveau récent du Pléistocène et qu'ils pourraient être contemporains de la transgression quérandine des régions australes.

La composition de la faune carolinienne nous renseigne assez précisément sur les conditions qui régnaient dans cette région au cours du Pléistocène supérieur. Il ne fait pas de doute que l'humidité y était plus importante que de nos jours, où le climat est subdésertique et où il n'existe plus aucun cours d'eau permanent. La présence d'un estuaire important en est la première preuve, confirmée d'ailleurs par l'existence d'Insectes aquatiques (*Megadytes*), d'un Caïman et de Canards abondants. La présence d'un Iguane et de nombreux Perroquets implique l'existence d'une végétation arborescente. Mais il ne faudrait pas en conclure qu'il s'agissait d'une forêt vierge. En effet, on note l'absence des hôtes habituels de la forêt tropicale et en particulier des formes arboricoles : Singes, Paresseux, Procyonidés, etc... Par contre les Chevaux, les Paléolamas et mêmes les Mastodontes exigent un terrain relativement découvert. Plus encore le petit Canidé *Dusicyon Sechurae*, ainsi que le Lézard *Dicrodon* habitent aujourd'hui des zones subdésertiques. L'existence de plantes épineuses parle dans le même sens. Nous verrons que le sabot élevé et étroit du Cheval de Santa Elena indique une adaptation à un sol sec.

En résumé, il faut imaginer que l'ancien fleuve permettait le développement dans son voisinage d'une végétation arborescente ou semi-arborescente, peut-être même d'une forêt clairsemée; mais dans l'ensemble, la région devait être relativement sèche avec une végétation plutôt courte, et l'on peut se la représenter comme une savane ou tout au plus comme une brousse.

LES AUTRES GISEMENTS DE LA ZONE LITTORALE. — Des fossiles ont été également rencontrés en d'autres points de la province de Guayas. Mais en général il n'a pas été fait d'exploration systématique ni d'étude géologique précise. De sorte que la connaissance de ces gisements et de leur faune est encore très incomplète. Il semble cependant qu'ils sont constitués par des éléments faunistiques très voisins des précédents et probablement caroliniens. J'en donne ci-après une liste avec des numéros d'ordre qu'on retrouvera sur la carte (fig. 1, p. 9).

PÉNINSULE DE SANTA ELENA. En dehors de la zone de la Carolina, un autre gisement a fourni des fossiles :

35. *Engabao de Chanduy*, entre Chanduy et Santa Elena. Dans ce gisement F. Spillmann a récolté quelques dents du grand Mégathéridé carolinien *E. carolinense*. Peu après, a été extrait un crâne presque complet de la même espèce par K. K. Landes, géologue de l'International Ecuadorian Petroleum Corporation, crâne qui a été remis au Peabody Museum, Yale University, New Haven (Conn.); la pièce a été restaurée sous la direction de G. E. Lewis et je l'ai décrite en 1949 à partir d'un moulage. Je n'ai pas encore eu l'occasion de visiter le gisement. Selon les cartes de l'Anglo Ecuadorian Co, c'est surtout le 2^e tablazo qui est développé dans cette zone. Mais il faudrait une étude stratigraphique précise pour déterminer l'âge exact du niveau qui a fourni les fossiles. Par ailleurs, aucun autre Mammifère n'ayant été récolté, il est impossible de s'appuyer sur des arguments paléontologiques pour préciser ce point. Mais il ne fait pas de doute qu'il s'agit du Pléistocène moyen ou supérieur, car le Pléistocène inférieur ne se rencontre qu'à une cote nettement plus élevée.

BASSIN DU RÍO DAULE.

36. Balzar. T. Wolf en 1892 a cité ce gisement où il aurait observé des restes de Mastodontes. Plusieurs renseignements oraux que j'ai recueillis confirment cette indication et précisent que les restes seraient abondants. Je n'ai cependant pu ni visiter la région ni observer des récoltes.
37. Santa Lucia. Cette localité, située un peu plus en aval, est signalée également par T. Wolf [1892]. Quelques restes de « *Myiodon* sp. » recueillis par W. Reiss et A. Stübel, et mentionnés par W. Branco, proviennent de la même région. Enfin, à la Faculté des Sciences et Lettres de Guayaquil, j'ai observé également de Santa Lucia une vertèbre caudale de Mylodontidé et une mandibule de Mastodonte qui me paraît appartenir à *Stegomastodon* (*Aleamastodon*) *guayasensis* sp. nov.
- Il faut rappeler ici la mention faite par W. Reiss [1883, p. 13, note 1] de dents de Mastodonte récoltées près de l'hacienda Chonana, au voisinage du Río Daule; ce gisement, que je n'ai pu localiser exactement, se situe très probablement en aval de Santa Lucia.
38. Pedro Carbo, situé à 30 km à l'WSW de la localité précédente. Selon des indications de A. Carvallo, de Manta, les grands os fossiles abonderaient dans cette région et j'ai effectivement observé quelques fragments de Mastodontes qui en proviendraient.

ILE DE PUNÁ, dans l'embouchure du Guayas.

39. Plusieurs récoltes ont été effectuées dans l'île de Puná. Il faut citer une dent de Mastodonte qui existe au Musée Municipal de Guayaquil; mais diverses étiquettes ayant été interchangées, il est difficile de préciser laquelle des pièces de cette petite collection provient effectivement de Puná.

F. Spillmann a également effectué une récolte dont je ne connais qu'une dent de *Glossotherium* sp., apparemment distinct de celui de La Carolina.

Plus récemment, F. Huerta Rendón, qui effectuait dans la même île des fouilles archéologiques, a recueilli quelques pièces fossiles à l'W de Punta Española (point 39 de la carte). J'ai vu entre autres un fragment de maxillaire de Crocodilidé, une molaire inférieure et un fragment de molaire supérieure d'un Mastodonte semblable à *St. (A). guayasensis* de la Carolina.

De nouvelles recherches seront nécessaires pour préciser le niveau et les caractères de cette faune qui, au moins par son *Glossotherium*, paraît différer quelque peu de celle de la Carolina.

La Région amazonienne.

La région orientale de l'Équateur correspond à une structure géologique beaucoup plus complexe qu'on n'aurait pu le supposer. On y observe, en effet, une large bande anticlinale constituée par des dépôts primaires et secondaires et qui dessine un relief parallèle aux Andes, sous forme d'une troisième Cordillère. A la fin du Crétacé le soulèvement des Andes a interrompu toute communication entre le Pacifique et le bassin amazonien. De sorte que l'histoire tertiaire comprend seulement des dépôts continentaux, fluviaux ou lacustres, avec cependant quelques épisodes locaux d'eaux saumâtres.

Le Quaternaire, qui nous intéresse spécialement ici, est exclusivement continental. Il correspond essentiellement à des alluvions fluviales, à éléments grossiers ou moyens, arrachés aux Andes et dont la masse principale présente une configuration très particulière. Il semble que, dès le début du Quaternaire, la porte principale entre le couloir interandin et le bassin amazonien corresponde à la vallée du Pastaza, en face du Tungurahua. A partir de ce point, des masses d'alluvions s'étalent en un vaste éventail et s'étendent à plus de 100 km en formant des tables doucement inclinées d'W en E. On y observe des dénivellations qui peuvent atteindre plus de 100 m et qui donnent à l'ensemble l'aspect de terrasses étagées : d'après W. Sauer, la cause en est l'existence de failles, conséquences du soulèvement des Andes. Les autres ouvertures importantes de la Cordillère sont celles du Paute et du Zamora, tous deux tributaires du Santiago. Mais elles n'ont amené qu'un alluvionnement pléistocène insignifiant par rapport au précédent. Cette profonde différence tient sans doute à l'histoire géologique particulière des compartiments

S des Andes, auxquels correspondent précisément ces deux couloirs ; l'absence de volcans quaternaires a diminué considérablement l'accumulation des matériaux meubles susceptibles d'être entraînés vers les régions externes de la Cordillère.

Pour terminer cette esquisse de l'histoire quaternaire de l'Oriente équatorien, il faut signaler l'existence de quelques manifestations volcaniques localisées dans la moitié septentrionale, dont les épanchements sont constitués par les basaltes, contrastant ainsi avec les caractères plus acides des produits volcaniques andins de la même époque.

Il ne m'a pas encore été possible d'effectuer d'exploration paléontologique sérieuse de ce bassin amazonien. Cependant quelques indications montrent qu'on peut y espérer la découverte d'une faune pléistocène intéressante. Il semble que la région la plus prometteuse corresponde à la zone d'Archidona (carte : 40), qui se situe précisément dans l'éventail alluvial signalé plus haut. Une vertèbre caudale antérieure d'un grand Mégathéridé, provenant de cette région, est conservée au Cabinet de Zoologie de l'Université centrale de Quito. Un gisement intéressant a été signalé récemment par M. Rüdiger. Il s'agirait d'une profonde caverne qui s'ouvre dans la vallée du río Hollín, à 6 h. de marche d'Archidona. J'ai pu observer en 1949 une dent de lait incomplète de Mastodonte, que m'avait communiquée le Dr A. Weillbauer, et qui en proviendrait. D'après le Dr W. Sauer, M. Rüdiger aurait observé dans cette caverne d'abondants restes de Mastodontes et aussi des ossements humains.

Il n'est pas besoin de souligner l'intérêt particulier que présenterait l'investigation méthodique de ces gisements. Elle permettrait une comparaison fructueuse entre les faunes pléistocènes de la Haute-Amazone, du Brésil oriental et de la côte Pacifique de l'Équateur, complétant ainsi notre connaissance des faunes intertropicales du continent sud-américain.

DESCRIPTION DE LA FAUNE

MARSUPIAUX

La faune actuelle de l'Équateur est remarquablement riche en Marsupiaux. On en cite 28 espèces, réparties en 8 genres et 2 familles.

Les DIDELPHIDAE sont représentés par les genres suivants : *Didelphis*, *Metachirops*, *Metachirus*, *Chironectes*, *Marmosa*, *Philander* et *Glironia*. Ce sont en général des formes tropicales ou subtropicales ; seule *Didelphis Azarae* TSCHUDI atteint le couloir interandin, mais se rencontre également plus bas. Tous les autres genres cités, sauf *Glironia* qu'on ne trouve que dans la région amazonienne, habitent aujourd'hui de part et d'autre des Andes.

Les CAENOLESTIDAE, représentés en Équateur par le seul genre *Caenolestes* dont on a décrit 4 espèces locales, sont surtout des animaux andins, mais certaines formes atteignent vers l'Occident la zone subtropicale.

Cet ordre est très mal représenté dans la faune fossile. Une telle rareté n'a rien de surprenant en ce qui concerne la région interandine où elle s'explique d'abord par la faible abondance de la faune en haute altitude et aussi par la fossilisation exceptionnelle des petits animaux dans les gisements de la Sierra. Elle est plus étrange dans ceux de la zone côtière, qui représentent un habitat favorable pour le groupe, et où abondent, en particulier à La Carolina, les os de taille réduite. Il faut cependant remarquer qu'en règle générale le groupe n'a laissé dans les dépôts pléistocènes sud-américains que des restes relativement pauvres, où ne sont guère représentés que les genres communs, *Marmosa* et *Didelphis*.

Didelphidarum gen. et sp. indet.

Pl. I, fig. 1, 1a.

Dans la péninsule de Santa Elena ont certainement vécu, au Pléistocène, comme dans les zones subtropicales ou tropicales actuelles, diverses formes de Didelphidés. Et cependant je n'ai observé, comme reste fossilisé, qu'une omoplate gauche (Pl. I, fig. 1, 1a), sensiblement de la même taille que celle des *Didelphis* actuels de l'Équateur, c'est-à-dire du genre qui atteint les plus grandes dimensions.

La pièce mesure 52 mm de longueur maxima, 29 de largeur perpendiculaire, 11,4 de diamètre minimum au col et $10,5 \times 7$ comme diamètres de la cavité glénoïde.

Le style général est bien comparable à celui d'un Didelphidé actuel. En particulier l'acromion, qui est ici légèrement brisé, forme une lame triangulaire allongée parallèle au plan général de l'os. L'apophyse coracoïde est petite mais bien dessinée.

L'os se distingue de celui de *Didelphis Azarae* (Pl. I, fig. 2, 2a) par son allure générale plus arrondie. En particulier le bord axillaire est convexe tandis qu'il est presque rectiligne dans l'espèce de comparaison. La fosse supraépineuse est moins étendue dans sa partie distale et le bord cervical est également plus arrondi. On observe aussi que l'épine de l'omoplate est un peu arquée et dessine une concavité sur son flanc cervical.

Il est difficile, étant donnée la pauvreté du matériel de comparaison (les collections de l'EPN comprennent de nombreux crânes, mais très peu de squelettes) et la connaissance d'un seul élément squelettique du fossile, d'attribuer à celui-ci une désignation, même générique. Il nous indique tout au plus la présence de la famille dans la faune carolinienne (Pléistocène supérieur), représentée par une espèce apparemment inédite. Il sera bon d'orienter les recherches vers la récolte de matériel de ce groupe, qui permettrait une connaissance plus complète de la forme éteinte.

INSECTIVORES

Les Insectivores sont à peine représentés dans la faune sud-américaine en général et équatorienne en particulier. On peut seulement citer, comme forme actuelle, un petit Soricidé, appartenant au genre *Cryptotis*. Il est confiné en altitude dans les Andes septentrionales et représente certainement un immigrant tardif, évidemment voisin de *Blarina* de l'Amérique du Nord.

Aucun représentant du groupe ne figure dans la faune fossile étudiée ici.

CHÉIROPTÈRES

Les Chauve-Souris sont extrêmement nombreuses et variées dans la faune actuelle de l'Équateur. Pour ne mentionner que les familles et genres dont la présence a été contrôlée (*G. Orcés*) sur ce territoire, on peut citer : EMBALLONURIDAE (*Rhynchonycteris*, *Saccopteryx*, *Diclidurus*), NOCTILIONIDAE (*Noctilio*), PHYLLOSTOMATIDAE (*Micronycteris*, *Lonchorhina*, *Tonatia*, *Phyllostomus*, *Vampyrum*, *Glossophaga*, *Lonchoglossa*, *Choeronycteris*, *Carollia*, *Sturnia*, *Uroderma*, *Vampyrops*, *Artibeus*), DESMODONTIDAE (*Desmodus*, *Diphylla*), FURIPTERIDAE (*Furipterus*), THYROPTERIDAE (*Thyroptera*), VESPERTILIONIDAE (*Myotis*, *Eptesicus*, *Lasiurus*), MOLOSSIDAE (*Molossops*, *Tadarida*, *Molossus*).

La plupart de ces formes devaient habiter les mêmes régions au Pléistocène supérieur. Et cependant je n'en ai trouvé personnellement aucun reste. Il faut cependant noter ici que F. Spillmann [1938, p. 376] a cité un « *Vespertilio* » dans la faune fossile de La Carolina. Il ne peut s'agir évidemment de ce genre qui est exclusivement eurasiatique. Mais je ne suis même pas sûr qu'il s'agisse d'un Chéiroptère. En effet, aucune pièce de la collection F. Spillmann (dont tout le matériel carolinien paraît avoir été laissé en Équateur), ne peut être rapportée à ce groupe. On remarquera d'ailleurs que la mention de *Vespertilio* ne figure plus dans la seconde liste que F. Spillmann a donnée en 1942 de la faune carolinienne. Il est probable qu'il a lui-même reconnu une erreur dans sa première détermination. Il n'en demeure pas moins qu'il est fort possible que les futures fouilles fassent connaître l'existence de Chauves-Souris dans ce gisement, où se sont conservés des os minuscules.

PRIMATES

Au moins une vingtaine de Singes habitent actuellement les terres boisées et chaudes de l'Équateur. Ils se répartissent, comme tous ceux de l'Amérique, en deux familles qui constituent

la superfamille des *Ceboidea*. Les genres dont la présence a été contrôlée en Équateur sont les suivants :

CEBIDAE : *Aotes*, *Callicebus*, *Pithecia*, *Alouatta*, *Cebus*, *Saimiri*, *Ateles*, *Lagothryx*.

CALLITHRICIDAE : *Leontocebus*, *Marikina*, *Cebuella*.

Aucun n'a laissé de restes dans les gisements pléistocènes explorés jusqu'à présent. Cela s'explique aisément dans la Sierra, où le couloir interandin, au Pléistocène comme de nos jours, ne réunit pas les conditions écologiques que nécessitent ces animaux. En ce qui concerne le gisement de La Carolina, il est probable, comme je l'ai déjà dit, qu'il se situait en dehors de la zone de la grande forêt tropicale au moment où se sont accumulés les os qu'on y rencontre. Mais il est fort possible qu'une exploration méthodique du bassin du Guayas et surtout de celui de l'Amazonie fasse connaître quelque jour des vestiges de ce groupe.

Il faut rappeler ici que la trouvaille du crâne de Punín [H. E. Anthony, 1925; L. R. Sullivan et M. Hellmann, 1925] a posé la question de la possible contemporanéité de l'Homme avec la faune puninienne. J'ai déjà dit (p. 15 et 32) que c'est peu probable et que les conditions de la découverte ne donnent aucun argument décisif pour étayer cette hypothèse. Il est plus vraisemblable que l'Homme de Punín est post-glaciaire, tandis que la faune puninienne est antérieure à la 4^e Glaciation de W. Sauer.

ÉDENTÉS

Il est notoire que, jusqu'à ces dernières années, les publications consacrées aux Mammifères fossiles de l'Équateur ont singulièrement négligé le groupe des Édentés. On trouve bien occasionnellement quelques brèves mentions, mais dans l'ensemble, la plupart des auteurs n'ont prêté que peu d'attention à ces fossiles. Cette omission est pour le moins curieuse si l'on remarque que les restes de ces animaux sont plutôt fréquents dans les divers gisements et qu'il s'agit du groupe autochtone le plus saillant dans la faune quaternaire de l'Équateur, où la grande majorité des autres éléments faunistiques représentent des formes immigrées depuis l'Amérique du Nord. C'est la raison pour laquelle, dès le début de mon séjour en Équateur, je me suis intéressé plus spécialement à ces restes, sur lesquels j'ai déjà publié quatre notes préliminaires [R. Hoffstetter, 1948 b, 1948 c, 1949 a, 1949 b].

Je ne crois pas utile de revenir en détail sur la conception moderne de l'ordre des *Edentata* CUVIER 1798. Je rappellerai simplement qu'on rattachait autrefois au même groupe des animaux assez distincts du Vieux Monde. Une étude plus poussée a montré que, par exemple, les Oryctéropes africains et leurs ancêtres pliocènes eurasiatiques, dont on fait aujourd'hui l'ordre des *Tubulidentata*, constituent probablement une branche dérivée des Protoongulés : il en résulte que leur position systématique paraît très éloignée de celle des véritables Édentés. D'autre part les Pangolins d'Afrique et d'Asie et peut-être quelques fossiles apparentés du Pléistocène européen, bien que davantage voisins des animaux sud-américains, justifient un ordre spécial, les *Pholidota* WEBER 1904 ; leur souche commune avec les Édentés, si elle existe, doit être extrêmement reculée, probablement avant que ces derniers aient été clairement différenciés des Proto-insectivores [G. G. Simpson, 1945, p. 195].

De sorte que, dans la conception actuelle, les vrais Édentés sont strictement limités au continent américain, qu'il s'agisse d'animaux vivants ou fossiles.

En Amérique du Nord ont vécu, depuis le Paléocène supérieur jusqu'à l'Oligocène inférieur, d'authentiques *Edentata*, qui paraissent représenter un essai infructueux dans ce continent, où ils ont disparu devant la puissante concurrence des autres ordres de Mammifères ; il s'agit du sous-ordre des *Palaeonodonta* MATTHEW, 1918, que leurs caractères primitifs placent au voisinage de la souche commune de tous les vrais Édentés. C'est probablement à partir de ce groupe, ou de ses ancêtres immédiats, que s'est effectuée une migration précoce en Amérique du Sud, vraisemblablement à l'aurore du Tertiaire. Il en est résulté un sous-ordre particulier, les *Xenarthra* COPE 1889, dont le nom rappelle l'existence, dans les vertèbres postérieures du tronc, d'articulations supplémentaires qui s'observent en particulier chez les Tatous et les Fourmiliers. Ce sous-ordre a connu, durant l'isolement du continent austral, un épanouissement remarquable, aboutissant, surtout au Pléistocène, à des formes géantes dont quelques-unes ont pu atteindre les Antilles et les parties méridionales de l'Amérique du Nord, après le rétablissement de la communication continentale. Il n'en subsiste aujourd'hui que quelques représentants de taille modeste : Fourmiliers, Paresseux et Tatous. C'est, de ce fait, l'un des groupes qui montrent le mieux le contraste frappant entre une faune pléistocène spectaculaire et un groupe moderne extrêmement effacé.

Les *Edentata Xenarthra* sont divisés, d'après l'absence ou la présence d'une carapace dermique, en deux infra-ordres : les *Pilosa* FLOWER 1883 et les *Cingulata* ILLIGER 1911. L'un et l'autre sont représentés en Équateur, aussi bien dans la faune actuelle que parmi les fossiles. Nous les considérerons successivement.

I. PILOSA

Les *Pilosa* ne comprennent que deux familles dans la faune actuelle, chacune formant une superfamille propre : ce sont les *Myrmecophagoidea* (Fourmiliers) et les *Bradypodoidea* (Tardigrades ou Paresseux). Tous leurs genres modernes sont représentés dans la faune des régions chaudes de l'Équateur ; il s'agit de *Myrmecophaga*, *Tamandua* et *Cyclopes* pour le premier groupe, *Bradypus* et *Choloepus* pour le second. Il est probable que les ancêtres directs de ces animaux ont vécu dans les mêmes régions durant le Pléistocène, mais on n'en a encore retrouvé aucune trace. Il est d'ailleurs curieux de constater que les Paresseux, en particulier, sont pratiquement inconnus à l'état fossile.

Par contre, une troisième superfamille, les *Megalonychoidea* (Gravigrades, Ground Sloths), aujourd'hui éteinte, constitue dans la faune quaternaire du pays une part beaucoup plus importante que ne le laissent prévoir les premiers travaux paléontologiques. Il faut noter dès à présent que ces animaux, contrairement aux représentants actuels du même ordre, ont vécu non seulement dans les parties basses, mais aussi dans le couloir interandin jusqu'à plus de 3.000 m d'altitude. Mais on observe de profondes différences, aussi bien génériques que spécifiques, entre ceux qui se sont adaptés au climat tropical et ceux qui ont vécu en altitude. De sorte que le groupe ne permet pas, en Équateur, d'établir des synchronismes entre les gisements de plaine et ceux de montagne.

Les Gravigrades comprennent trois familles, toutes trois représentées, mais très inégalement, dans la faune étudiée ici. Je ne connais de la première, celle des *Megalonychidae*, que quelques rares pièces trouvées dans la région côtière (Pl. I, fig. 3 à 8) ; elles sont insuffisantes pour que je puisse en faire une détermination précise. En ce qui concerne la famille des *Megatheriidae*, j'ai montré [Hoffstetter, 1949b] que ses membres intertropicaux, et spécialement équatoriens, appartiennent à un genre voisin, mais distinct de *Megatherium*, genre qui doit recevoir le nom de *Eremotherium* SPILLM. 1948 (= *Schaubia* HOFFST. 1949, = *Schaubitherium* HOFFST. 1950) : deux espèces de celui-ci sont connues dans la région littorale ; au contraire, la famille était très pauvrement représentée dans les Andes équatoriennes. La troisième famille, *Mylodontidae*, est formée par deux sous-familles, *Mylodontinae* et *Scelidotheriinae*, toutes deux présentes dans notre faune fossile. La première comporte à la fois des formes tropicales et d'autres andines, qui appartiennent au genre *Glossotherium*, à l'intérieur duquel les dernières constituent un sous-genre particulier, *Oreomyodon*. Le genre *Scelidotherium*, seul membre de l'autre sous-famille, a vécu dans la zone côtière mais ne paraît pas avoir atteint la région andine sous ces latitudes.

A. MEGALONYCHIDAE

La famille est, géologiquement, la plus ancienne du groupe des Gravigrades. On lui attribue, bien qu'avec doute, quelques fossiles de l'Éocène supérieur (Mustersien) de l'Amérique australe. Mais ses premiers membres certains apparaissent à l'Oligocène inférieur. On assiste ensuite à une diversification profonde, qui a justifié la division en 4 sous-familles et 26 genres reconnus par G. G. Simpson [1945].

Du Pléistocène, qui nous intéresse ici, deux genres seulement sont connus en Amérique du

Sud : *Nothropus* BURMEISTER 1882 et *Nothrotherium* LYDEKKER 1889 (= *Coelodon* LUND 1838, nec SERVILLE 1832). Mais à la même époque deux genres, *Nothrotherium* et *Megalonyx*, avaient atteint l'Amérique du Nord, tandis que quatre autres, tous spéciaux, vivaient dans les Antilles.

Megalonychidarum gen. et sp. indet.

Pl. I, fig. 3 à 8.

Je rapporte à cette famille quelques restes d'un animal qui a vécu sur la côte équatorienne et qui semble y avoir été rare. Les quelques pièces connues proviennent toutes du gisement de La Carolina (34) et appartiennent donc au Pléistocène supérieur.

Il s'agit d'abord de 6 dents isolées, plus ou moins incomplètes (Pl. I, fig. 3 à 6) qui paraissent appartenir à la dentition supérieure d'un Édenté et où l'on distingue 3 pièces droites et 3 gauches. Leur fût est légèrement incurvé. Elles présentent une section arrondie, avec le bord antérieur assez aplati. L'usure est oblique vers l'arrière et vers le haut, mais peu inclinée ; les bords sont un peu saillants, surtout l'antérieur, et la surface centrale est quelque peu évidée. Les 6 pièces répondent aux dimensions suivantes :

	V. 1217	1218	1214	1215	1216	1213
Diamètre antéro-postérieur.	10,6	12,0	12,5	13,3	12,7	13,7
Diamètre transversal.	15,3	16,2	16,6	16,7	17,9	18,3

Ces dents appartiennent évidemment à un Gravigrade, mais elles sont bien différentes de celles des Mégathéridés et des Mylodontidés. Par contre elles concordent, par la simplicité de leur morphologie, avec celles des Mégalonychidés.

C'est également à la même famille, et vraisemblablement à la même espèce fossile, que j'attribue quatre phalanges unguéales du même gisement (Pl. I, fig. 7 et 8). J'avais déjà attiré l'attention sur ces pièces en 1948 [1948 c, p. 37] en signalant qu'elles pourraient appartenir à un Mégalonychidé. Il s'agit de phalanges juvéniles, qui ont perdu leur épiphyse proximale. Elles sont relativement petites puisque la plus grande n'atteint que 80 mm de longueur maxima. Mais elles sont surtout remarquables par leur compression transversale, qui rappelle celle observée chez les pièces homologues de *Nothrotherium* (cf. H. Winge [1915, pl. XXIV]), et qui les distingue des phalanges de Mylodontidés.

A priori, on pourrait s'attendre à rencontrer dans notre gisement côtier un membre du genre *Nothrotherium*, qui présente une large extension depuis l'Amérique australe jusqu'à l'Amérique du Nord, et qui compte un représentant intertropical au Brésil. Cependant les restes connus jusqu'à présent me paraissent insuffisants pour proposer une dénomination, même générique. Il serait même intéressant de connaître plus en détail le fossile équatorien pour pouvoir établir d'abord s'il appartient bien à la sous-famille des *Nothrotheriinae*, la seule connue avec certitude dans le Pléistocène sud-américain. Il n'est pas impossible en effet, étant donnée sa position géographique, sur les grandes voies de migration vers le N, qu'il se rattache à l'une des autres sous-familles dont l'une a gagné l'Amérique du Nord au Pléistocène, et l'autre s'est installée dans les Antilles à une époque indéterminée, probablement au Tertiaire supérieur.

B. MEGATHERIIDAE

La famille des *Megatheriidae* OWEN 1843 comprend deux sous-familles : les *Planopsinae*, branche éphémère, localisée dans le Miocène inférieur de l'Amérique du Sud ; et les *Megatheriinae*, apparus à la même époque et également en Amérique du Sud, mais qui se sont diversifiés et ont eu des descendants jusque dans le Pléistocène, ce qui leur a permis d'atteindre l'Amérique du Nord, après le rétablissement de la communication terrestre.

En ce qui concerne la dernière sous-famille, les auteurs reconnaissent dans le Tertiaire (Miocène et Pliocène) l'existence de divers genres qui se présentent ainsi selon G. G. Simpson [1945, p. 70] :

Megathericulus AMEGHINO 1904.

Promegatherium AMEGHINO 1883 (incl. *Eomegatherium* KRAGLIEVICH 1926).

Plesiomegatherium ROTH 1911.

Megatheridium CABRERA 1928 (incl. *Pliomegatherium* KRAGLIEVICH 1930).

Pyramiodontherium ROVERETO 1914 (incl. *Megatheriops* C. AMEGHINO 1921).

Megatherium CUVIER 1796 (incl. *Paramegatherium* KRAGLIEVICH 1925).

Par contre, toutes les formes quaternaires ont été classiquement placées dans le seul genre *Megatherium*, connu depuis le Pliocène et qui se serait étendu depuis la Patagonie jusqu'au SE des États-Unis. A ce sujet il convient de remarquer dès maintenant que l'inclusion de *Paramegatherium* dans le genre *Megatherium* n'est pas encore démontrée et qu'au contraire les caractères de la partie distale du fémur, analysés par L. Kraglievich [1925 b], paraissent significatifs ; mais un matériel supplémentaire sera nécessaire avant d'éclaircir définitivement le problème.

En fait, comme je l'ai déjà souligné [1949 b], les Mégathéridés du Pléistocène constituent un ensemble certainement hétérogène, mais dont la connaissance est encore trop incomplète pour qu'on puisse prétendre à une synthèse définitive. Pour la commodité de l'exposition, j'y distinguerai quatre groupes, dont certains seront probablement réunis après une étude plus complète.

1) Un premier groupe correspond au genre *Megatherium* s. s. Il paraît limité aux régions australes, tempérées ou froides. Il comprend d'abord le génotype, qui est une espèce pampéenne : *M. americanum* (BLUMENBACH 1780) = *M. Cuvieri* DESMAREST 1820 = *M. giganteum* (PANDER et D'ALTON 1821). On peut y ajouter deux autres formes pampéennes : *M. Lundi* H. GERVAIS et F. AMEGHINO 1880 (qui correspond peut-être aux petits individus de l'espèce précédente) et *M. Gallardoi* C. AMEGHINO 1921. Une forme plus australe est représentée par *M. Parodii* HOFFSTETTER 1949 = *M. australis* PARODI 1930 *nec* *M. australe* OKEN 1829¹. Parmi les formes argentines, il faut également citer un précurseur pliocène : *M. Istilarti* KRAGLIEVICH 1925.

Au Chili le groupe était représenté par *M. Medinae* PHILIPPI 1893, considéré comme pliocène. En Bolivie a été décrit *M. tarijense* H. GERVAIS et F. AMEGHINO, que certains auteurs considèrent comme une simple sous-espèce ou même comme un synonyme de l'espèce génotype. D'après mes observations personnelles, le groupe s'est en outre étendu plus au N, mais toujours en climat tempéré. J'ai en effet observé, au Musée de Puno et au Musée Javier Prado de Lima, quelques pièces d'une espèce de *Megatherium* s. s., remarquablement petite, et apparemment inédite, qui a habité les Andes du Pérou méridional. Par ailleurs, il ne serait pas impossible, étant données les conditions écologiques semblables, que les quelques restes récoltés dans le couloir interandin de l'Équateur appartiennent à la même espèce ou à une forme voisine.

Par contre l'existence de *Megatherium* s. s. dans les zones de climat tropical ne me paraît pas démontrée de façon satisfaisante. Par exemple, H. Winge [1915] et B. de Mendonça [1934] ont rapporté à *M. americanum* des pièces trouvées dans le Brésil oriental ; nous verrons plus loin que ces fossiles sont bien distincts de la forme pampéenne. C'est à celle-ci également que S. Schaub [1935] attribue quelques éléments trouvés au Totumo (Venezuela) et à la Trinidad ; cette détermination me paraît assez hasardeuse ; en effet, elle est fondée sur des pièces (radius, cubitus, astragale) qui ne sont pas très significatives ; il faudrait en tout cas établir, pour les éléments correspondants, les marges de variation du genre tropical *Eremotherium* dont il sera question plus loin.

1. OKEN in *Holl.* 1829, Handbuch der Petrefactenkunde, p. 27, *fide* LYDEKKER [1885-87, pt. V, p. 86].

De sorte que, si l'on fait état des seules données démonstratives, il semble que le genre *Megatherium* s. s. soit limité à la région australe ; il n'aurait pénétré dans la zone intertropicale que par les couloirs interandins, où l'altitude lui assurait un climat également tempéré.

2) Il faut placer à part un petit groupe de la même région australe, mais malheureusement très incomplètement connu. Il s'agit fondamentalement de *Paramegatherium Nazarrei* KRAGLIEVICH 1925, qui se singularise surtout par la forme et la position de la facette rotulienne du fémur, mais dont le reste du squelette est encore à peine connu. En 1945, C. Rusconi a fondé une nouvelle espèce, *P. incognitum*, de Mendoza, dont le niveau serait peut-être pliocène, d'après le même auteur ; mais il n'est pas certain qu'il s'agisse d'un vrai *Paramegatherium*, car la position de la facette rotulienne est assez comparable à celle de *Megatherium* ; j'inclinerais plutôt à le rapprocher du groupe de *M. Istilarti*.

On ne pourra discuter utilement de la signification et des relations de *Paramegatherium* que lorsque le génotype sera connu plus complètement.

3) Un troisième ensemble, bien caractérisé celui-ci, est localisé dans les terres chaudes de la région intertropicale sud-américaine. Il correspond au genre *Eremotherium* SPILLMANN 1948, dont la diagnose originale est irrecevable, mais qui sera redéfini ci-après ; en fait, il répond à la diagnose que j'avais proposée [1949 b] pour définir le genre *Schaubia*, nommé plus tard *Schaubitherium*, deux noms qui tombent en synonymie devant *Eremotherium*. Ce genre se distingue de *Megatherium* par la morphologie de son crâne et de sa mandibule, par celle de son fémur, et par les éléments de la main, où l'on relève de nombreuses particularités importantes. Parmi les caractères distinctifs d'*Eremotherium*, un certain nombre sont évidemment primitifs et indiquent que ce genre tropical a dû se séparer de *Megatherium* à une époque assez reculée, qui remonte au moins au Pliocène supérieur. Les caractères connus du fémur de *Paramegatherium* indiquent une certaine convergence avec *Eremotherium*. Mais l'examen du matériel type de *Paramegatherium Nazarrei* démontre entre les deux groupes des différences qui rendent très improbable leur appartenance au même genre. Il est donc plus prudent de les maintenir séparés, au moins jusqu'à ce que l'espèce de Kraglievich soit plus complètement connue.

Selon ma documentation actuelle, le genre *Eremotherium* a laissé des restes identifiables dans le Pléistocène de toute la zone intertropicale sud-américaine, et plus précisément dans le Brésil oriental (Minas Geraes et Bahia), au Venezuela (Lara, Falcón), en Colombie (Bassin du Magdalena) et en Équateur occidental (Guayas).

4) Les restes décrits en Amérique centrale et dans le SE des États-Unis sont encore peu nombreux et leur interprétation reste délicate. Le peuplement de cette région s'est évidemment fait à partir de l'Amérique australe, et par conséquent à travers la zone intertropicale. On doit donc s'attendre *a priori* à des relations plus étroites avec le genre *Eremotherium* qu'avec les vrais *Megatherium*, hypothèse que les faits ne semblent pas contredire.

En Amérique centrale, R. A. Stirton et W. K. Gealey [1949] ont fait connaître tout récemment, sous le nom de *Megatherium* sp., quelques restes du Pléistocène de El Salvador. Le fossile serait caractérisé par la phalange III-3 de la main, grande et comprimée, et peut-être aussi par son humérus petit par rapport au fémur. En fait, d'après les figures, c'est surtout le fémur qui est caractéristique ; l'extension médiale de la facette rotulienne est comparable à celle d'*Eremotherium* et de *Paramegatherium* ; de plus, il semble que le grand trochanter soit, comme chez *Eremotherium*, dans le plan général de l'os, au lieu d'être rejeté en arrière comme chez *Megatherium* ; mais la forme générale de l'os paraît indiquer une espèce particulière, distincte de celles de l'Amérique du Sud. Dans le même travail, une communication de B. Patterson indique l'existence d'une forme voisine au Honduras.

L'Amérique du Nord a aussi fourni quelques restes. Il s'agit d'abord de fossiles pléistocènes,

nommés « *Megatherium* » *mirabile* LEIDY 1855, et qui sont connus en Caroline du Sud, en Géorgie et au Texas. Le lectotype, une mandibule de l'île Skiddaway (Géorgie) figurée par J. Leidy [1855, pl. XV, fig. 1], montre une symphyse assez courte et une région alvéolaire peu développée vers le bas ; la pièce présente des analogies frappantes avec la forme pliocène *Plesiomegatherium* *Hans-Meyeri* ROTH [1911, fig. 1] ; elle pourrait concorder également avec le genre *Eremotherium*. Mais il sera bon d'attendre la découverte d'autres éléments significatifs, comme le crâne, le fémur et la main, avant d'en discuter la position générique. Plus récemment, T. E. White [1941] a proposé le nom de *Megatherium* *Hudsoni* pour un fossile du Pliocène moyen de Floride ; B. Patterson [1949] met en doute son niveau géologique ; je n'ai malheureusement pas pu consulter le travail de White et je ne connais de son matériel que la phalange III-3 de la main, reproduite par R. A. Stirton et W. K. Gealey [1949, fig. 11 B].

Il serait donc prématuré de vouloir classer avec précision ces divers restes centre- et nord-américains. Mais on peut déjà noter, comme on pouvait le prévoir, que leur rattachement au genre *Eremotherium* n'est pas impossible, et qu'en tout cas leur appartenance à *Megatherium* *s. s.* est très improbable.

Genre *Eremotherium* SPILLMANN 1948.

= *Megatherium* (part.) auct., nec CUVIER [1796].

= *Ocnopus* (part.) REINHARDT [1875].

= *Eremotherium* SPILLMANN [1948].

= *Schaubia* HOFFSTETTER [1949b], nec CAMP, WELLES et GREEN [1949, p. 330].

= *Schaubitherium* HOFFSTETTER [1950d].

GÉNOTYPE : *Eremotherium* *carolinense* SPILLMANN 1948, Pléistocène supérieur de La Carolina (Équateur).

AUTRES ESPÈCES : *E. Rusconii* (SCHAUB 1935), Pléistocène du Venezuela.

E. elenense (HOFFSTETTER 1949), Pléistocène supérieur de La Carolina (Équateur).

Espèces non nommées, peut-être identiques à *E. Rusconii*, du Pléistocène du bassin du Magdalena (Colombie) et du Brésil oriental.

DIAGNOSE. — La diagnose originale du genre, proposée par F. Spillmann [1948, p. 273], est la suivante : « Der Schädel ist kegelstumpfförmig ; die Orbita flach und klein. Ausnehmend grosse Nasenhöhle ; Lacrymale und Maxilla nehmen an der Bildung eines mächtigen, lappenförmigen Proc. temporalis der Maxillen teil. Das For. lacrymale ist sehr gross und an der fazialen Fläche des Tränenbeines gelegen. Jochbogen rudimentär und höchstens noch durch ein kleines Os jugale angedeutet. Die Intermaxillaren sind kleiner und kürzer als beim Genus *Megatherium*. Im Oberkiefer finden sich fünf Zähne, von denen die ersten vier mit je zwei scharfen, schneidenden Querleisten versehen sind (oxyodont), der letzte und kleinste aber gegen die Mitte vertieft ist (colutodont). Der erste Zahn ist dreieckig, die zweite, dritte und vierte Zahn sind rechteckig, der fünfte jedoch oval. Im Unterkiefer finden sich vier Zähne von annähernd gleicher Grösse. Sie sind mit Ausnahme des mehr rundlichen letzten Zahnes, rechteckig. Die Zahnreihen divergieren nach rückwärts ganz schwach : die Zahnmitten verlaufen jedoch parallel zueinander. Der Unterkiefer ist entschieden länger als hoch, obwohl die Symphyse sehr breit, hoch und kurz ist. Der Proc. angularis ist mächtig und stark nach rückwärts verlängert. »

Parmi les divers caractères invoqués, un certain nombre sont communs à toute la famille des Mégathéridés. Selon F. Spillmann [1948, clé des genres, p. 273], les deux particularités essentielles du genre, qui lui permettent de le distinguer de *Megatherium*, sont les suivantes : « Arc jugal rudimentaire. Intermaxillaire et symphyse mandibulaire raccourcis. » En réalité, de ces deux caractères, le premier est inexact, le second est au moins douteux. Ils sont en effet fondés sur un

crâne où manquent accidentellement les jugaux, les prémaxillaires et l'extrémité de la symphyse mandibulaire. Mes propres observations sur le grand Mégathéridé de la péninsule de Santa Elena et sur les espèces co-génériques de Colombie et du Brésil montrent que l'animal possédait un arc jugal complet, aussi développé que celui de *Megatherium*. Il est plus difficile de se prononcer sur le deuxième caractère invoqué par F. Spillmann, étant donné que toutes les pièces de l'espèce génotype sont incomplètes, mais nous verrons que la symphyse mandibulaire est notablement allongée chez la petite espèce *E. elenense*. Il n'en reste pas moins que, par divers caractères crâniens et par des particularités du squelette des membres, les Mégathéridés pléistocènes de la zone intertropicale se distinguent clairement du genre *Megatherium*. On devra donc leur conserver le nom d'*Eremotherium* proposé par F. Spillmann ; mais la diagnose de ce genre correspond en réalité à celle que j'avais appliquée [1949 b, p. 6] au genre « *Schaubia* », diagnose que je transcris ci-après :

« Genre voisin de *Megatherium*. Le crâne se caractérise par sa région occipitale haute et peu large, et par sa région nasale allongée et cylindrique, particulièrement basse et étroite. Le profil sagittal est presque rectiligne. Les tubercules postorbitaires des frontaux sont à peine indiqués. L'arc zygomatique est très bas et l'orbite est extraordinairement déplacée vers le bas. Les séries dentaires sont davantage séparées que chez *Megatherium* et leur contour interne est nettement convexe. Le bord inférieur de la mandibule dessine une courbe régulière, et la région alvéolaire ne forme pas une puissante proéminence vers le bas ; la symphyse ne se prolonge pas en arrière au delà de la verticale de la première dent ; la branche montante est inclinée vers l'arrière, découvrant presque entièrement la dernière molaire, et le condyle occupe une position beaucoup plus postérieure que chez *Megatherium*. Les os des membres sont plutôt allongés, mais la main est au contraire relativement courte et large. L'extrémité du radius est progressivement dilatée. Le carpe présente des caractères spéciaux, en particulier une articulation bien développée entre l'unciforme et le métacarpien V ; le métacarpien III est remarquablement court et massif. Le fémur est presque plan ; son grand trochanter n'est pas rejeté vers l'arrière et le bord externe de l'os est presque droit ; la facette rotulienne, plus développée que chez *Megatherium*, s'étend médialement jusqu'au niveau du bord externe du condyle interne, en même temps qu'elle se projette vers l'avant. »

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE ET DIVISION SPÉCIFIQUE. — Les Mégathéridés pléistocènes de la région intertropicale sud-américaine constituent un ensemble bien caractérisé. Personnellement, j'ai pu observer du matériel provenant du Brésil oriental, de la Colombie et de l'Équateur. De plus, les publications de S. Schaub ont fait connaître des fossiles du Venezuela. Dans toute cette zone, chaque fois que j'ai étudié une pièce significative (crâne, mandibule, fémur, éléments du carpe ou du métacarpe), il s'agissait de *Eremotherium* et non de *Megatherium*. Il semble donc que les terres chaudes sud-américaines ont été habitées au Pléistocène par le premier genre à l'exclusion du second.

Je passerai rapidement en revue les diverses trouvailles déjà réalisées dans cette zone intertropicale, avant de décrire plus en détail les formes équatoriennes.

Les cavernes de Lagoa Santa (Minas Geraes, Brésil oriental) ont fourni à P. W. Lund quelques dents de Mégathéridés. Il a donné aux plus fortes le nom de *Megatherium Cuvieri* (synonyme de *M. americanum*). Mais en outre il a fondé une nouvelle espèce, *M. Laurillardi* [P. W. Lund, 1842 b, p. 143], pour deux dents « quatre fois plus petites que celles de *M. Cuvieri* », dents qui appartiendraient à un animal âgé guère plus grand qu'un Tapir. En fait, l'espèce est fort mal connue. On remarque même que les dents types de *M. Laurillardi* [*Ibid.*, pl. XXXV, fig. 6-7] conservent des caractères juvéniles, en particulier leur forme tronconique ; de sorte qu'elles pourraient

correspondre au jeune de la grande espèce. D'autre part, rien dans les pièces récoltées postérieurement au Brésil ne permet de confirmer l'existence de vrais *Megatherium* dans ce pays.

J. Reinhardt [1875, p. 225-236 et pl. IV, fig. 4-5] a introduit dans la compréhension de l'espèce de Lund une confusion regrettable. Il lui a en effet attribué des pièces d'un grand Scélidothériné du même gisement. Et c'est précisément sur un tibia-péroné de cette dernière forme qu'il a fondé un genre nouveau, *Ocnopus*, en désignant le matériel type sous le nom de *O. Laurillardi* (LUND). L'erreur a été relevée par H. Winge [1915, p. 272, 288, 290-1] qui a reproduit la même pièce en l'attribuant à *Catonyx giganteus* (LUND), espèce dont il sera question plus loin sous le nom de *Scelidothorium* (*Parascelidodon*) *giganteum* (LUND). De son côté F. Ameghino [1889, p. 23] caractérise le genre *Ocnopus* REINHARDT comme un Mégathéridé dont les molaires ne présentent qu'une seule crête transversale, sans que je sache sur quel matériel il appuie cette nouvelle diagnose. De toute façon, puisque le genre a été fondé en réalité sur une pièce de Scélidothériné mal identifiée, il ne peut s'appliquer au Mégathéridé du Brésil oriental qui nous intéresse ici.

Dans sa revision du matériel brésilien conservé à Copenhague, H. Winge [1915] considère que l'espèce de Lund est synonyme de *M. americanum*, mais s'appuie sur des pièces qui ne sont nullement démonstratives.

Tout récemment, dans une lettre que j'ai publiée [Hoffstetter, 1949 b, p. 45], C. de Paula Couto, après avoir revisé les mémoires de Lund, arrive à la conclusion presque certaine que l'espèce *Laurillardi* est valide et qu'elle est la même que celle qui a été récoltée postérieurement dans l'état de Bahia, et dont il sera question plus loin ; il admet aussi la probable identité spécifique de ce matériel brésilien avec celui que S. Schaub a décrit du Venezuela. Il y a là un point important puisqu'il pourrait conduire à admettre la synonymie des espèces *Laurillardi* LUND 1842 et *Rusconii* SCHAUB 1935. Mais il ne m'est pas possible de prendre position avant la publication attendue de C. de Paula Couto. En effet, le matériel de Lagoa Santa figuré jusqu'à présent est fort pauvre et la diagnose de l'espèce de Lund est pratiquement inexistante. Dans ces conditions la validité de celle-ci me paraît fort discutable.

L'État de Bahia, également du Brésil oriental, mais situé plus au N, a fourni un matériel excellent, actuellement conservé au Musée national de Rio de Janeiro, où j'ai pu le voir grâce à l'obligeance de M^{lle} Heloisa A. Torres et de M. C. de Paula Couto. Il s'agit d'abord d'un squelette presque entier, récolté dans la caverne Jacobina par C. Schreiner en 1889 ; il a fait l'objet d'une courte publication de la part de B. Mendonça [1934], qui le rapportait à l'espèce pampéenne *M. americanum* ; mais la photographie, pour insuffisante qu'elle soit, suffit pour mettre en évidence la forme du fémur qui est du type *Eremotherium* ; par ailleurs, les autres caractères que j'ai pu contrôler lors d'un examen rapide en 1949 confirment son appartenance à ce dernier genre. La même région de Bahia a fourni plus récemment d'autre matériel, en particulier des restes de plusieurs crânes. C. de Paula Couto a l'intention de faire une étude de cet ensemble, ce qui apportera une importante contribution à la connaissance du genre intertropical.

Des restes de Mégathéridés ont également été récoltés au Venezuela. Ils ont d'abord été signalés par des chercheurs locaux, mais sans étude scientifique. A partir de 1935, S. Schaub a fait connaître des fossiles rencontrés dans la partie NW du pays, entre la Cordillère de Mérida et l'Atlantique. Le paléontologiste suisse a fondé l'espèce *Megatherium* (? *Paramegatherium*) *Rusconii* SCHAUB 1935 sur des pièces trouvées dans le Pléistocène¹ de la région du Totumo, près de Barquisimeto (État de Lara) ; il en a figuré une branche mandibulaire juvénile, la clavicule, des fragments d'humérus, de cubitus et de radius, les métacarpiens III et IV, le fémur, l'astragale

1. Les restes étaient accompagnés par des éléments faunistiques que S. Schaub attribue à *Stegomastodon* cf. *platensis* (AMEGHINO) et à *Toxodon platensis* OWEN. Il s'agit apparemment d'une faune pléistocène et non pliocène comme l'a supposé C. Rusconi [1945].

et le métatarsien IV. Le même auteur [S. Schaub, 1950] vient de signaler la trouvaille de la même espèce dans la quebrada Ocando, près de Guaybaco (État de Falcón), où ont été récoltés deux fragments de crânes, deux de mandibules (l'un figuré), un métacarpien III, une portion de fémur et deux astragales. Entre temps, j'avais fondé sur l'espèce de Schaub le nouveau genre *Schaubia* [Hoffstetter, 1949 b], dont la diagnose, basée en partie sur le fossile du Venezuela, était complétée à partir d'un matériel co-générique de la côte Pacifique de l'Équateur. Le nom de *Schaubia* s'est révélé par la suite inadéquat, car il avait été utilisé six mois auparavant par Camp, Welles et Green [1949] pour un Féliné ; il a été remplacé par *Schaubitherium* HOFFSTETTER [1950 d] ; ce n'est qu'ensuite que je me suis rendu compte que ces deux dénominations étaient synonymes de *Eremotherium* SPILLMANN 1948. Grâce aux pièces déjà figurées, le fossile vénézuélien est bien caractérisé génériquement ; mais sa connaissance spécifique précise exigerait un matériel plus complet et mieux conservé. On peut espérer que l'étude de nouvelles récoltes, effectuées récemment à Barquisimeto par l'American Museum, permettra de compléter la diagnose de *E. Rusconii*, indispensable pour que puisse être faite une comparaison valable avec les formes affines qui ont habité d'autres points de l'Amérique intertropicale.

Une récente visite (août 1950) au Service géologique de Bogotá (Colombie) m'a permis d'observer un bon matériel récolté dans le bassin du Magdalena par J. Royo y Gómez et par R. A. Stirton. Il s'agit surtout d'un squelette presque entier trouvé à Villavieja (dep^{to} del Huila), dans la basse terrasse fluviale. En outre un crâne incomplet et un humérus ont été récoltés à Cúcuta par le Frère Nicéforo. Ces pièces, encore inédites, attendent une étude de R. A. Stirton. Dès maintenant et aimablement autorisé par J. Royo y Gómez, je puis dire qu'elles appartiennent certainement au genre *Eremotherium*. Leur position géographique rend très probable leur identité spécifique avec *E. Rusconii* du NW du Venezuela. Mais par contre, le rapide examen que j'ai pu en faire me conduit à penser que la forme colombienne est distincte spécifiquement de la grande espèce du littoral équatorien ; cette observation entraîne comme conséquence la remise en question de l'identification spécifique de cette dernière.

Dans le matériel équatorien, F. Spillmann a mentionné en 1931, 1938 et 1942 le genre *Megatherium*, sans ajouter aucun détail. Il semble reconnaître trois espèces dans le Carolinien, une dans le Puninien et une dans le Chichéen. En 1948, il fonde, sur un crâne incomplet de la région de La Carolina, le genre *Eremotherium* et l'espèce *carolinense*. De mon côté, j'ai signalé indépendamment [1948 b et 1949 b] la présence de deux espèces de « *Schaubia* » dans la péninsule de Santa Elena et quelques restes de Mégathéridés dans la Sierra et dans le bassin amazonien.

L'espèce équatorienne la mieux connue correspond à *Eremotherium carolinense* et provient du Pléistocène supérieur de la péninsule de Santa Elena. Elle atteint une grande taille, plus élevée que celle de *M. americanum* ; il semble cependant que sa marge de variation soit dépassée par celles des espèces de Colombie, Venezuela et Brésil. Elle est voisine de *E. Rusconii* et appartient certainement au même genre. La description originale de Spillmann comprend diverses figures, du crâne. Pour ma part, j'ai figuré, dès 1948, diverses pièces squelettiques de la même espèce : jugal, fragment de mandibule, clavicule, humérus, radius, scaphoïde, magnum, unciniforme, métacarpiens I, III, IV, phalange unguéale IV-3, fémur, tibia et péroné, calcanéum et astragale. Je lui ai d'abord attribué le nom provisoire de *Megatherium* (? *Paramegatherium*) aff. *Rusconii* SCHAUB. Postérieurement, j'ai effectué de nouvelles fouilles à La Carolina. D'autre part, le Dr J. T. Gregory, curator du Département de Paléontologie au Peabody Museum de la Yale University, a eu l'obligeance de me communiquer le moulage d'un crâne presque complet de la même forme, dont l'original a été trouvé à Engabao de Chanduy (pén. Santa Elena) et reconstitué par le Dr G. E. Lewis ; et M. Gregory m'a aimablement autorisé à décrire cette pièce fondamentale. Ces divers éléments m'ont permis d'écrire une nouvelle note sur la question

[Hoffstetter, 1949 b]. J'y ai décrit plus complètement l'espèce littorale, en la rattachant à l'espèce *Rusconii* SCHaub, et j'en ai figuré les pièces suivantes : crâne, fragment de mandibule, radius, scaphoïde et divers éléments du pied.

Aujourd'hui, la connaissance du matériel colombien m'oblige à reviser l'identification de l'espèce équatorienne avec celle de S. Schaub. Comme il a été dit, il est très vraisemblable que les formes du NW du Venezuela et du bassin du Magdalena sont identiques. Or, la dernière apparaît distincte de celle de l'Équateur. Il est probable que celle-ci représente une espèce particulière du même genre, différenciée à l'W des Andes. Bien entendu, une comparaison détaillée ne pourra être faite que lorsque nous connaîtrons les publications attendues sur les formes de la Colombie, du Venezuela et du Brésil ; c'est à ce moment seulement que pourront être précisées les diagnoses spécifiques. En attendant, le maintien de l'espèce équatorienne sous le nom de *E. Rusconii* ne pourrait que conduire à des confusions sur les caractères spécifiques de l'espèce vénézuélienne. Je crois donc préférable de conserver à la forme de la côte Pacifique le nom particulier que lui a attribué F. Spillmann en 1948 : *Eremotherium carolinense*.

Le même gisement de La Carolina a fourni quelques restes d'une espèce du même genre, mais franchement plus petite. J'en ai signalé l'existence [1948 b] sous le nom de *Megatherium* sp. A. Des récoltes ultérieures m'ont permis [1949 b] de lui attribuer un nom particulier, « *Schaubia* » *elenensis* et d'en faire connaître le maxillaire, la mandibule, le radius, le scaphoïde, le pyramidal et le métacarpien II. Cette petite espèce répondra au nom de *Eremotherium elenense* (HOFFSTETTER).

Il est plus difficile de me prononcer sur les restes de Mégathéridés trouvés en d'autres points de l'Équateur. Une vertèbre de grande taille, provenant du bassin amazonien, pourrait appartenir à une des grandes espèces du genre *Eremotherium* ; et sa position géographique suggère un rapprochement avec les formes du Venezuela et du Brésil ; mais il est évidemment impossible de proposer actuellement une détermination. Quelques restes fragmentaires, rencontrés dans le couloir interandin, sont encore plus difficiles à classer ; ils peuvent indiquer une pénétration discrète de *Eremotherium* dans la région andine ; mais il n'est pas exclu qu'ils appartiennent à de vrais *Megatherium* qui, depuis la région australe, auraient gagné la zone équatoriale par les hautes vallées andines ; mais le matériel connu ne fournit pas encore les bases nécessaires pour trancher le problème.

Eremotherium carolinense SPILLMANN 1948.

Fig.-texte 6 A-A', 7, 8, 9 A-B, 10, 11 A et Pl. I, fig. 11, 11 a, 11 b, 11 c.

= *Megatherium* sp. SPILLMANN [1938, p. 376].

= *Megatherium gigante* sp. nov. SPILLMANN [1942].

= *Megatherium* (? *Paramegatherium*) aff. *Rusconi* SCHaub. Hoffstetter [1948b, p. 12-16, pl. II, fig. 1-4, pl. III, fig. 1-6 et 8 non fig. 7].

= *Eremotherium carolinense* SPILLMANN [1948, fig. 2-4 et pl. I-II].

= *Schaubia Rusconii* (SCHaub) (part. : matériel équatorien) Hoffstetter [1949b, p. 6-30, fig. 1-6 et 9-10 p. p.].

MATÉRIEL. — *Holotype* : Crâne sans prémaxillaires ni jugaux, avec mandibule subcomplète, trouvé à El Corralito près de La Carolina (gis. 34) par F. Spillmann.

Hypotypes : 1° Coll. PMYU, New Haven. Crâne subcomplet, sans prémaxillaires ni mandibule, trouvé à Engabao de Chanduy (gis. 35) par K. K. Landes, restauré en 1942 sous la direction de G. E. Lewis. Moulage du même, EPN, V. 1508.

2° Coll. EPN, Quito ; gisement de La Carolina (34), récoltes de R. Hoffstetter et collaborateurs.

V. 977 : jugal droit.

V. 979 : fragment de mandibule adulte, avec M₁ et M₂.

V. 1010 : atlas.

V. 1007 : clavicule gauche.

V. 151 : humérus droit.

V. 972 : fragment de cubitus gauche.

V. 149 : radius gauche.

V. 1001 : scaphoïde droit.

V. 1004 : unciforme droit.

V. 988 : magnum gauche.	V. 152 : tibia gauche avec péroné.
V. 1002 : trapèze + métacarpien I, droit.	V. 1006 : calcaneum gauche.
V. 1003 : métacarpien III droit.	V. 1000 : astragale gauche.
V. 1005 : métacarpien IV droit.	V. 973 : doigt III du pied gauche.
V. 155 : fémur droit.	V. 983 : métatarsien IV gauche.
V. 153 : tibia droit + fragment de péroné.	V. 981 : métatarsien V gauche, incomplet.

Matériel rapporté à la même espèce : Voir liste publiée antérieurement [R. Hoffstetter, 1949b, p. 7-8].

GISEMENTS ET AGE GÉOLOGIQUE. — L'espèce n'est encore connue que de deux gisements, La Carolina et Engabao de Chanduy, tous deux situés dans la péninsule de Santa Elena.

La grosse majorité du matériel provient de La Carolina (gis. 34) et a été récolté par F. Spillmann, S. Orbe, H. et R. Hoffstetter. Le niveau correspond au Carolinien, c'est-à-dire au Pléistocène supérieur.

Quelques pièces seulement proviennent d'un gisement voisin, Engabao de Chanduy (gis. 35). Il s'agit d'abord du crâne récolté par K. K. Landes; des dents isolées de la collection Spillmann ont été recueillies au même endroit. L'âge de l'horizon géologique où ont été trouvées ces pièces n'est pas exactement établi, car on ne connaît pas de faune associée. Il peut s'agir du Pléistocène moyen ou supérieur, suivant que les fossiles ont été récoltés dans le 2^e ou le 3^e tablazo.

DESCRIPTION : LE CRANE. — Le premier crâne décrit est le type de F. Spillmann, sur lequel a été fondée l'espèce. La pièce, qui provient de El Corralito (gis. 34), a perdu accidentellement les prémaxillaires, les jugaux et l'extrémité de la symphyse mandibulaire. Ce sont là les « caractères » qui ont le plus frappé F. Spillmann et qui l'ont amené à proposer une espèce et un genre nouveaux pour le fossile carolinien.

En fait, je faisais connaître à peu près simultanément [Hoffstetter, 1948b, pl. III, fig. 8], un jugal (V. 977) qui appartient certainement au même animal et qui démontre l'existence d'un arc zygomatique complet chez cette espèce.

Toute espèce de doute à ce sujet est d'ailleurs levée par la trouvaille du crâne d'Engabao de Chanduy, encore muni de ses os jugaux. Il s'agit d'une excellente pièce que j'ai fait connaître [1949b]. D'après les informations orales du Dr G. E. Lewis, qui a dirigé la restauration de l'original, l'exemplaire était quelque peu détérioré, mais son côté droit était pratiquement intact, ce qui a permis d'effectuer en toute sécurité les restaurations correspondantes dans la boîte crânienne du côté gauche. Les deux malaires avaient perdu la pointe du processus ascendant, dont la restauration a visiblement été faite par comparaison avec l'exemplaire de *M. americanum* figuré par R. Owen [1860]; le résultat apparaît pl. I, fig. 11, *a, b, c* du présent travail, où les reconstitutions discutables ont été hachurées en blanc. Heureusement la connaissance du malar complet que j'ai trouvé à La Carolina m'a permis de rectifier ce détail de restauration dans les dessins de la fig. 6. Par contre l'absence, dans l'original, de la partie prémaxillaire constitue une lacune plus grave dans notre connaissance de l'espèce, dont le type lui-même a perdu ses prémaxillaires. La reconstitution de cette région, effectuée à la Yale University, est au moins discutable, mais je ne dispose d'aucun élément légitime qui me permettrait de proposer une correction meilleure. De sorte que, même dans les dessins (fig. 6), la reconstitution tentée par G. E. Lewis a été respectée; je crois cependant que *M. Gaillardoi* aurait été un modèle meilleur que *M. americanum*, étant donné que la première espèce présente une région maxillo-nasale plus semblable à celle

de *E. carolinense* ; de toute façon, il serait au moins nécessaire de connaître une mandibule

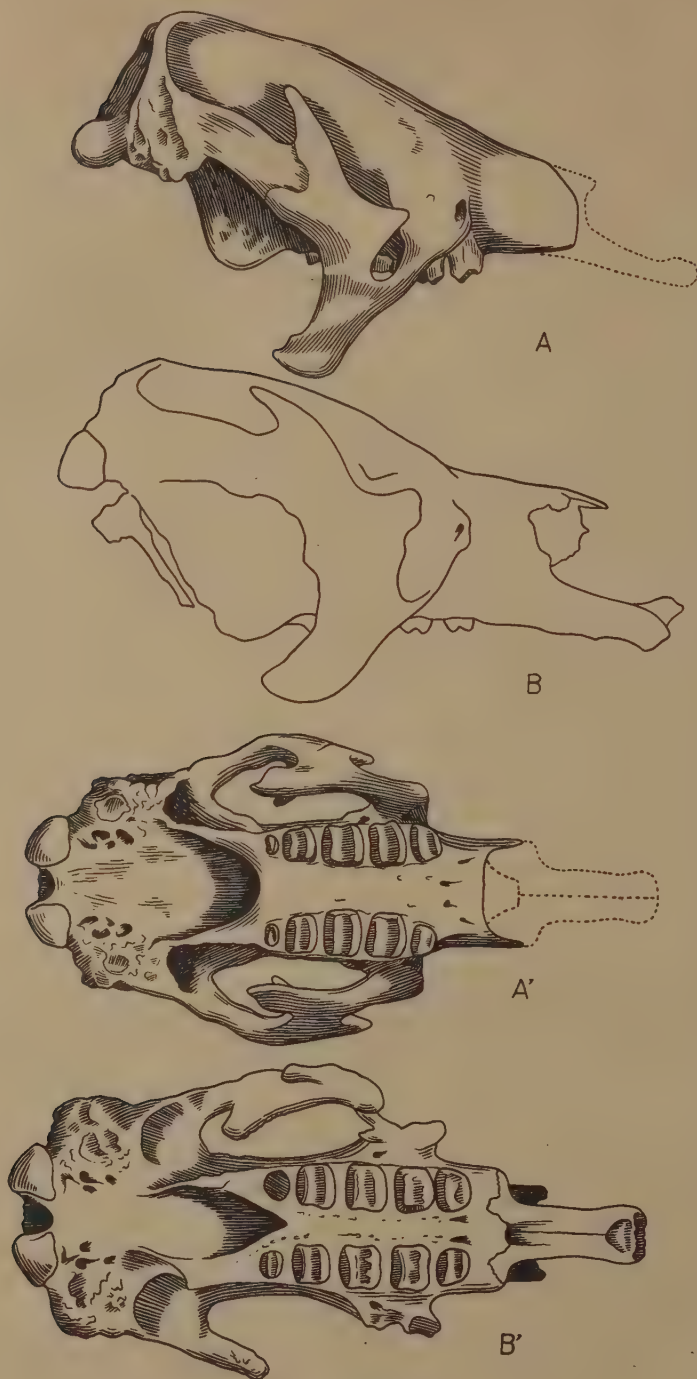


FIG. 6. — Mégathériidés.

Comparaisons des vues latérales et inférieures du crâne. $\times 1/8$ env.

A, A' : *Eremotherium carolinense* SPILLM., EPN, V. 1508, moulage, Engabao de Chanduy (Guayas). B, B' : *Megatherium americanum* BLUM., d'après LYDEKÉR (B, MLP, 2. 64) et d'après OWEN (B').

complète de ce dernier pour faire une estimation correcte de l'extension antérieure des prémaxillaires. Il m'est même difficile, sans observer l'original, d'interpréter avec certitude la partie conservée ; si l'on compare la pièce d'Engabao avec le maxillaire de *E. elenense* qui présente le même style, on peut admettre que la partie supérieure absente intéresse seulement l'extrémité antérieure des nasaux ; latéralement, les parois des maxillaires paraissent presque entièrement conservées ; en bas, les prémaxillaires manquent complètement ; de plus, il semble qu'ont été brisés les prolongements maxillaires qui séparent médialement les deux échancrures latérales destinées à recevoir les processus postéro-latéraux des prémaxillaires. C'est sur la base de cette supposition qu'a été faite la tentative de reconstitution de cette partie dans la fig. 6 A, qui concorde d'ailleurs d'une façon satisfaisante avec le palais maxillaire conservé dans le type de F. Spillmann [1948, fig. 2 et pl. I, fig. 2].

Face latérale (fig. 6 A, pl. I, fig. 11 a). — Vue de profil, la tête osseuse de *E. carolinense* offre un aspect très particulier. Comparée à celle de *M. americanum*, elle paraît avoir été quelque peu étirée longitudinalement, tandis que l'arc zygomatique occupe une position remarquablement basse.

Le profil sagittal forme d'abord une ligne ascendante depuis l'inion jusqu'au lambda ; à partir de ce dernier point, il s'abaisse régulièrement jusqu'à la région nasale en formant une ligne presque droite. En cela, il diffère de *M. americanum*, chez lequel on observe une chute brusque du frontal, qui produit une inflexion au niveau de la suture fronto-nasale : ce caractère, peu accusé dans

l'exemplaire figuré par R. Owen [1860], est plus marqué chez celui de R. Lydekker [1894] (voir notre fig. 6 B), et s'accroît particulièrement dans le crâne conservé au Musée de Buenos-Aires.

Par contre, le bord supérieur est presque rectiligne chez le type de *M. Gallardoi*. Mais, dans cette dernière espèce, et aussi chez *M. Parodii*, la ligne supérieure du crâne est presque parallèle à celle qui unit la surface antérieure du palais avec le bord inférieur des condyles occipitaux, tandis que chez *E. carolinense* les deux lignes forment entre elles un angle de 12°. Cette disposition est due d'abord au fait que le crâne de *E. carolinense* est relativement élevé dans la région occipito-pariétale : si on le compare avec ceux de *M. Gallardoi* et de *M. Parodii*, ou même de *M. americanum*, on note la position très basse des condyles par rapport au lambda. D'autre part, *E. carolinense* présente une région nasale particulièrement déprimée : il s'agit d'un caractère déjà observé chez *M. Gallardoi* par C. Ameghino et L. Kraglievich, mais plus accusé encore dans l'espèce ici considérée.

A cet égard, le crâne de *E. carolinense*, dont les caractères essentiels se retrouvent chez les *Eremotherium* de Colombie et du Brésil, rappelle quelque peu l'aspect de certaines formes pliocènes, comme par exemple *Plesiomegatherium halmyronomum* [A. Cabrera, 1928, pl. II], bien que le premier ait évidemment un rostre maxillo-nasal moins allongé.

L'autre caractère très spécial de *E. carolinense* concerne l'arc zygomatique, qui est construit dans l'ensemble comme celui de *Megatherium*, mais qui occupe une position exceptionnellement basse. Cette particularité s'observe d'abord en ce qui concerne les insertions : l'antérieure est nettement plus basse que dans les diverses espèces de *Megatherium* ; la postérieure est beaucoup plus basse que chez *M. Gallardoi* ou *M. Parodii* et aussi que chez certains exemplaires de *M. americanum* ; de sorte que dans l'espèce équatorienne la fosse temporale est amplement ouverte au-dessus de l'apophyse zygomatique du squamosal. Mais de plus, tout l'arc se trouve projeté vers le bas, de sorte que l'échancrure orbitaire du malaire occupe une position extraordinairement basse et que son bord inférieur descend au-dessous de l'extrémité libre des molaires, tandis que dans les vrais *Megatherium*, ce même bord reste au-dessus du bord alvéolaire. Ce caractère m'a paru si surprenant que j'ai demandé au Dr J. T. Gregory de me le confirmer sur l'original du crâne d'Engabao : selon lui, le côté droit de l'échantillon, complètement conservé, ne laisse aucun doute sur l'exactitude de la particularité en question. De toute façon, il sera bon d'en obtenir une confirmation sur un nouveau matériel, car la configuration de l'orbite apparaît assez étrange, par suite de la grande dénivellation qui existe entre le tubercule postorbitaire du frontal et le processus correspondant du malaire.

L'os jugal offre d'autres particularités. Son processus descendant est fortement incliné vers l'arrière, tandis qu'il est presque vertical chez les espèces classiques de *Megatherium* (la seule exception correspond à l'exemplaire de *M. americanum* figuré par R. Lydekker [1894] (voir notre fig. 6 B). Ce processus descendant présente deux pointes postérieures, et il semble que ce caractère soit constant car on l'observe aussi sur la pièce isolée que j'ai récoltée à La Carolina ; il ressemble en cela à celui de *M. Parodii*, mais, par contre, il n'y a aucune trace de l'apophyse particulière que signale L. J. Parodi [1930] dans cette dernière espèce, apophyse qui se place sous le processus temporal et dont on observe un vestige dans l'exemplaire de *M. americanum* figuré par R. Lydekker [1894]. Le processus postorbitaire forme un triangle aigu bien développé. Le processus ascendant, observé sur le malaire isolé, est en forme de pointe assez étroite et ressemble à celui de *M. Parodii* ou de *M. Gallardoi*, mais son extrémité reste très éloignée du plan supérieur du crâne, par suite de la position abaissée de l'arc zygomatique.

L'insertion antérieure de l'arc zygomatique se situe sur la verticale de la première dent, comme chez tous les Mégathéridés du Pléistocène : nous reviendrons sur ce détail. L'orifice lacrymal débouche latéralement et se prolonge par un canal dirigé vers le bas et quelque peu vers l'arrière ; c'est là un caractère évolué, car cet orifice regarde vers l'avant dans les formes primitives de la famille et même chez *Megatheridium*. On note la présence d'un tubercule prélacrymal.

Face inférieure (fig. 6 A' ; pl. I, fig. 11 b). — En ce qui concerne les proportions générales, on observe que chez *E. carolinense* la série dentaire occupe une longueur relative un peu plus faible que chez *M. americanum*, mais beaucoup plus importante que chez *M. Gallardoi*, où, en échange, la partie postdentaire est énormément allongée. D'autre part, chez *E. carolinense*, les maxillaires se prolongent en avant, latéralement et aussi dans la partie axiale du palais, beaucoup plus que chez aucune espèce de *Megatherium* pléistocène.

Le caractère le plus remarquable correspond précisément à la région prédentaire. Chez *E. carolinense*, les maxillaires s'étrécissent et le palais est limité par deux arêtes latérales qui se placent respectivement dans le prolongement de l'axe de chaque série dentaire. A partir de ces arêtes et vers le haut, les maxillaires se renflent latéralement pour entourer la fosse nasale en forme de cylindre relativement étroit et notablement allongé. J'ai noté la même disposition chez l'*Eremotherium* du Brésil. On observe un aspect comparable chez

M. Medinae du Pliocène supérieur du Chili [A. Cabrera, 1928, fig. e, p. 346], avec une largeur plus grande du cylindre maxillaire. La disposition de *M. Gallardoi* dans cette région est quelque peu analogue, mais les maxillaires sont beaucoup moins développés vers l'avant, tandis qu'au contraire leur largeur est bien supérieure et équivaut à la distance qui sépare les bords externes des dents. Par contre, une disposition bien différente s'observe chez *M. americanum* et *M. Parodii*, où les maxillaires forment en avant des dents un palais large et plan, à partir duquel ces mêmes éléments s'élèvent latéralement presque à la verticale. L'étroitesse de la région maxillo-nasale, observée chez *E. carolinense*, est un caractère archaïque, bien connu par exemple chez *Megatheriops* et *Plesiomegatherium*, où il s'accompagne d'un allongement du museau beaucoup plus accentué que chez *Eremotherium*.

Dans la région interdentaire, le palais est relativement large : son diamètre minimum équivaut à la plus grande largeur d'une dent. Ce caractère, que nous retrouverons plus marqué encore chez *E. elenense*, ne se connaît chez aucun *Megatherium* quaternaire. Il est exceptionnel chez les Mégathéridés pliocènes : on l'observe chez *Megatheridium annectens* CABRERA [1928, fig. d, p. 346] et il est plus évident encore chez *Plesiomegatherium halmyronomum* CABRERA [1928, fig. c, p. 346], mais dans cette dernière espèce, il est surtout accusé par suite d'une réduction exceptionnelle de la taille des dents.

Les conduits palatins débouchent par divers orifices ; les principaux se situent au niveau du bord antérieur des premières dents, et l'on observe aussi deux foramens plus petits, placés en avant et latéralement. Chez *M. americanum*, les grands orifices occupent une position plus postérieure, entre les deux premières dents ; par contre, ces orifices se présentent comme ceux de *Eremotherium* chez divers Mégathéridés du Pliocène.

L'échancrure postpalatine a une forme amplement arrondie, et son sommet reste en arrière du bord postérieur de M^5 , tandis que chez *M. americanum* (fig. 6 B), elle est aiguë et atteint le niveau du bord postérieur de M^4 . Les apophyses ptérygoïdes sont largement ouvertes vers l'arrière. La cavité glénoïde est très profonde ; elle est limitée postérieurement par une muraille particulièrement haute, qui est due, selon toute probabilité, à un énorme développement du tympanique, comme l'ont observé C. Ameghino et L. Kraglievich [1921] chez *M. Gallardoi*.

La région mastoïde est moins saillante que chez *M. americanum* et surtout que chez *M. Gallardoi*. On n'observe pas une constriction prémastoïde nette. Les condyles occipitaux sont relativement étroits et le diamètre bicondylaire est inférieur à la largeur totale des séries dentaires ; le rapport inverse s'observe chez *M. americanum* et *M. Gallardoi*. La forte inégalité des condyles droit et gauche, sur laquelle a beaucoup insisté F. Spillmann, ne me paraît avoir qu'une valeur individuelle.

Il est difficile, sur le moulage en plâtre dont je dispose, d'analyser les divers orifices et protubérances que présente la région basale du crâne. De toute façon, il semble que celle-ci soit construite sur le même type que chez *Megatherium*. On note seulement que les foramens précondyloïdes (tels que les interprètent C. Ameghino et L. Kraglievich [1921]) sont plus visibles que dans l'espèce pampéenne ; de plus, et par suite du faible développement des proéminences mastoïdes, les surfaces d'insertion de l'appareil hyoïde sont plus proches des bords externe et postérieur.

Les séries dentaires, comme il a été dit, sont relativement courtes et plus écartées que chez les vrais *Megatherium*. Chacune présente un bord interne nettement arqué, de sorte que les deux séries divergent en avant et en arrière. En général, les dents sont larges et comprimées dans le sens antéro-postérieur, bien que ce caractère n'atteigne pas le degré observé chez *Megatheridium* et surtout chez *Promegatherium*.

Chez *E. carolinense*, l'insertion antérieure des arcs zygomatiques s'avance jusqu'au niveau de M^1 , comme chez le genre *Megatherium*. D'une façon générale, comme l'a observé A. Cabrera [1928], on distingue à ce sujet deux groupes parmi les *Megatheriinae* : les genres anciens ont un rostre maxillaire allongé, encore accentué par la situation de l'insertion de l'arc zygomatique au niveau de la 2^e dent ; au contraire les formes plus évoluées (*Megatheridium*, *Megatherium* et *Eremotherium*) se caractérisent par un raccourcissement maxillaire et en même temps par un déplacement vers l'avant de l'insertion de l'arc zygomatique. On voit qu'à ce sujet *Eremotherium* forme une sorte de transition, par son museau allongé mais limité en arrière par une insertion de l'arc aussi antérieure que chez le genre *Megatherium*. L'apophyse zygomatique du maxillaire délimite une gorge étroite et profonde, développée antérieurement et inférieurement, où débouche le canal infraorbitaire.

Face supérieure (Pl. I, fig. 11). — Le crâne est peu élargi en arrière : le diamètre bimastoïde est inférieur à la distance qui sépare les tubercules prélacrymaux ; de plus on n'observe pas nettement une constriction prémastoïde. Cela représente une différence avec *Megatherium* et spécialement avec *M. Gallardoi*. Les lignes temporales délimitent à la partie supérieure une crête sagittale simple, large et basse. Cette crête se prolonge en avant jusqu'à la suture coronaire où elle se divise en deux crêtes divergentes qui présentent les mêmes caractères, et qui s'effacent progressivement pour se terminer au tubercule postorbitaire du frontal. Ce dernier est

encore net dans le type de La Carolina [F. Spillmann, 1948, fig. 4 et pl. II, fig. 3] ; il est presque complètement effacé dans l'exemplaire d'Engabao et rappelle la morphologie observée chez *Plesiomegatherium halmyronomum* de même que chez *M. Gallardoi* ; par contre *M. americanum* possède toujours des apophyses postorbitaires bien développées, parfois même prolongées en pointes par l'ossification partielle du ligament postorbitaire ; ces apophyses sont remplacées chez *M. Parodii* par des protubérances exceptionnelles qui s'étendent sur une grande surface des frontaux. La constriction postorbitaire du frontal est peu accentuée, au contraire de ce qui s'observe chez *M. Gallardoi*. Les apophyses zygomatiques du squamosal sont moins divergentes que chez cette dernière espèce, et délimitent des fosses temporales relativement étroites, comparables en cela à celles de *M. americanum*. La région nasale se caractérise par une forme cylindrique, à la fois étroite et longue ; c'est là une des caractéristiques les plus notables de l'espèce considérée et vraisemblablement du genre *Eremotherium* : la forme générale de cette région est assez semblable chez *M. Gallardoi*, mais dans cette espèce elle est moins basse, plus courte et surtout beaucoup plus large.

Face postérieure. — La face postérieure est relativement haute et peu élargie, surtout si on la compare avec celle de *M. Gallardoi*. En particulier son contour supérieur, au lieu d'être déprimé, apparaît en forme de toit dont l'angle supérieur correspond au lambda et dont les côtés sont formés par les crêtes lambdoïdes ; de sorte qu'on observe en arrière un large triangle au-dessus des crêtes supraoccipitales qui sont pratiquement horizontales. Cette face postérieure, par sa configuration, rappelle surtout celle de *Megatheridium annectens* CARRERA [1928, pl. I, fig c]. La crête perpendiculaire médiane est bien marquée ; les fosses digastriques sont peu étendues. Les condyles, inclinés vers le bas, ont une position comparable à ceux de *M. americanum*, tandis que ceux de *M. Gallardoi* sont davantage orientés vers l'arrière.

	Holotype d'après Spillmann	Hypotype EPN, V. 1508
DIMENSIONS :		
Longueur totale du crâne restauré.....	—	750a
Longueur, du bord postérieur des condyles occipitaux à l'extrémité antérieure des nasaux.....	653.	640a
Longueur, du bord postérieur des condyles occipitaux à l'extrémité palatine des maxillaires.....	636.	600a
Distance du bord postérieur des condyles occipitaux au bord antérieur des choanes.....	323.	300.
Distance du bord antérieur des choanes à l'extrémité palatine des maxillaires....	314.	300a
Diamètre bicondylaire externe.....	155.	153.
Diamètre de la face postérieure du crâne.....	252.	250.
Diamètre bimastoïde.....	273.	252.
Diamètre entre les extrémités libres des apophyses zygomatiques.....	330.	351.
Diamètre maximum externe des arcs zygomatiques au niveau du corps des malaïres.....		364.
Diamètre entre les bords externes des M ²	167.	157.
Diamètre minimum de la constriction postorbitaire.....	138.	159.
Diamètre sur les tubercules postorbitaires des frontaux.....	210.	192.
Diamètre sur les tubercules prélacrymaux.....	276.	261.
Diamètre de la voûte nasale : à la base.....	132.	126.
à l'extrémité.....	127.	126.
Hauteur basion-lambda.....	187?	195.
Hauteur basion-inion.....		156.
Hauteur depuis le palais jusqu'au bord supérieur du crâne :		
au niveau de la dernière molaire.....	194.	215.
entre les 2 ^e et 3 ^e molaires.....	170.	160.
au niveau des nasaux.....	134.	111.
Longueur de la série dentaire supérieure.....	223.	215.
Dimensions, antéro-postérieure et transversale, des molaires (moyennes entre les dents droite et gauche).		
M ¹	42 × 50	36 × 47
M ²	47,5 × 58,5	40 × 53
M ³	46,5 × 55,5	45 × 53
M ⁴	41 × 47	42 × 47
M ⁵	24 × 30	20 × 27

LA MANDIBULE. — Le type de l'espèce comprend une mandibule subcomplète, à laquelle ne manquent que le processus coronoïde et l'extrémité de la symphyse. Cette bonne pièce ne m'est malheureusement connue que par les figures qu'en donne F. Spillmann [1948, fig. 4, p. 241 et fig. 5, pl. II]. De mon côté, à part quelques dents isolées, je ne dispose que d'un fragment mandibulaire très incomplet, que j'ai déjà figuré antérieurement [Hoffstetter, 1948 b, pl. III, fig. 6 et 1949 b, fig. 6 a] et qu'on retrouvera dans le présent travail (V. 979, fig. 7). Ce matériel suffit pour mettre en évidence quelques caractéristiques essentielles.



FIG. 7. — *E. carolinense* SPILLM. EPN, V. 979. Fragment de mandibule. $\times 1/8$. La Carolina (Guayas). Coll. Spillmann.

Je n'ai pas de renseignements précis sur l'extension antérieure de la symphyse, celle-ci étant brisée en avant dans les seuls exemplaires connus.

La symphyse est peu étendue vers l'arrière : elle ne se prolonge pas au delà du plan vertical qui passe par le lobe antérieur de la première dent. On retrouvera ce même caractère chez les divers représentants du genre *Eremotherium*. On peut le contrôler par exemple dans les figures de *E. Rusconii* données par S. Schaub [1935, pl. II, fig. 12 et 1950, fig. 1]. Chez *M. Gallardoi*, la symphyse se prolonge jusqu'au niveau de la cloison qui sépare les 1^{er} et 2^e alvéoles. Chez *M. americanum* elle atteint un plan vertical qui passe par la 2^e dent. En cela, *Eremotherium* démontre un caractère primitif qu'il est assez curieux de rencontrer chez un animal du Pléistocène supérieur. En effet, à cet égard, *E. carolinense* présente un stade d'évolution comparable à celui de « *Pliomegatherium* » *Lelongi* [L. Kraglievich, 1930 b, fig. 5 b] de la faune d'Entre-Ríos.

Le bord antérieur de la symphyse accuse une inclinaison variable. Il est nettement plus abrupt chez le type de Spillmann que dans l'exemplaire V. 979.

Le contour inférieur du corps mandibulaire présente une courbure régulière, peu développée en profondeur, et très différente du renflement puissant que l'on observe au-dessous de la région alvéolaire chez *M. americanum* et même chez le petit *M. Lundi* ou chez une forme naine dont j'ai vu les restes dans les Andes péruviennes. Ce caractère d'*Eremotherium* est évidemment corrélatif d'un développement plutôt réduit des prismes dentaires. Je l'ai signalé également chez l'autre espèce carolinienne, *E. elenense*. Il apparaît clairement dans le matériel type de *E. Rusconii*, subadulte, figuré par S. Schaub [1935, pl. II, fig. 13], et ce dernier auteur [1950] le retrouve chez l'adulte de la même espèce, rencontré récemment à Guaybacao (Venezuela). Il est également net dans le matériel de la région de Bahia (Brésil) et dans celui du bassin du Magdalena (Colombie). On l'observe aussi chez *M. Gallardoi*, et, d'après la figure donnée par J. Leidy [1855], chez *M. mirabile* des États-Unis. Il s'agit certainement d'un autre caractère primitif, conservé chez certains Mégathéridés du Pléistocène.

La joue externe de la mandibule est fortement renflée ; l'interne est presque plane ; il semble que les deux parois linguales étaient pratiquement parallèles.

La branche montante est assez inclinée vers l'arrière, beaucoup plus que chez *Megatherium*. Le processus coronoïde est incomplètement connu ; mais la figure 4 de F. Spillmann [1948] montre que sa base découvre en grande partie la dent postérieure, comme on l'observe aussi chez les autres représentants du genre *Eremotherium*. Le condyle est étiré vers l'arrière. On peut en juger par l'angle formé par les trois points : bord antérieur du premier alvéole, bord postérieur du dernier, et sommet du condyle ; cet angle mesure 142°, c'est-à-dire qu'il est beaucoup plus ouvert que chez les vrais *Megatherium* où il reste voisin de 125° chez l'adulte. Des chiffres semblables à celui du genre intertropical ne se rencontrent que chez des animaux du Miocène ou chez des individus très jeunes, comme par exemple ceux qui ont servi à fonder le genre « *Neoracanthus* » d'Ameghino. Il semble donc qu'il s'agit encore d'un caractère archaïque, ou juvénile, conservé par *Eremotherium* jusqu'à l'état adulte.

Les figures de F. Spillmann, confirmées par le texte du même auteur, montrent un processus angulaire d'une forme particulière. Il est très développé vers l'arrière et ses bords supérieur et inférieur sont sub-parallèles : c'est là une disposition bien distincte de celle de *Megatherium*, qu'il sera intéressant de rechercher chez les autres espèces d'*Eremotherium*.

Il y a peu à dire des dents inférieures, qui sont relativement courtes et larges. La grande obliquité des crêtes transversales, observée sur la pièce V. 979, paraît subir quelque variation d'un individu à l'autre.

DIMENSIONS :		
	Holotype d'après Spillmann	Hypotype V. 979
Longueur, du condyle à l'extrémité brisée de la symphyse.....	505.	—
Longueur, du processus angulaire à l'extrémité brisée de la symphyse.....	555.	—
Hauteur maxima du corps, entre M ₂ et M ₃	150.	156.
Hauteur du condyle sur le bord ventral du processus angulaire.....	230.	—
Largeur maxima de chaque branche.....	75.	75.
Longueur de la série dentaire.....	210.	—
Dimensions, antéro-postérieure et transversale, des molaires.	M ₁	45 × 53
	M ₂	41 × 45
	M ₃	48 × 54
	M ₄	43 × 50
		47 × 51
		45 × 44

COLONNE VERTÉBRALE ET STERNUM. — J'ai pu examiner quatre atlas pratiquement complets.

Deux d'entre eux sont clairement adultes et montrent le même style que la pièce homologue de *M. americanum*. L'un (V. 1010) mesure 155 mm entre les bords externes des surfaces articulaires antérieures et 171 entre les bords externes des postérieures. L'autre (V. 1012) correspond à 144 et 178 pour les mêmes mesures. L'arc dorsal présente un tubercule médian bien marqué. L'arc ventral se distingue de celui de *M. americanum* par la présence d'une échancrure antérieure profonde, dont le fond est pratiquement rectiligne. Les quatre forams (alaire, transverse, intervertébraux antérieur et postérieur) occupent les mêmes positions que chez *Megatherium*.

Il est curieux de noter qu'un atlas plus grand (V. 1011), qui répond à 181 et 185 pour les mesures précédentes, présente encore des caractères juvéniles : les ailes se terminent par une surface rugueuse qui indique la persistance d'un cartilage ; l'arc ventral est peu développé antéro-postérieurement ; les canaux intervertébraux postérieurs ne sont pas complètement couverts ; les éminences internes du trou rachidien sont peu marquées. Il ne peut pourtant s'agir d'une espèce plus grande, qui aurait laissé quelques autres restes. Mais cette observation nous indique que *E. carolinense* pouvait exceptionnellement atteindre une taille gigantesque, supérieure à celle qui correspond aux crânes connus, dont les dimensions concordent avec l'atlas V. 1010. Nous verrons plus loin que l'observation d'une épiphyse d'un radius exceptionnellement puissant vient confirmer cette supposition.

Une quatrième pièce (V. 1013), de dimensions réduites, appartient clairement à un jeune. Elle présente les caractères juvéniles déjà observés sur l'atlas V. 1011, mais, de plus, on note que le canal rachidien est relativement ample et que l'arc dorsal présente encore une ligne de suture médiane : cet arc ne s'unit pas avec les surfaces articulaires antérieures, ni avec les postérieures, de sorte que les canaux intervertébraux n'ont pas encore de toit.

Du reste de la colonne vertébrale, je n'ai récolté que trois corps vertébraux dont la section est grossièrement triangulaire, comme chez *M. americanum*.

L'unique sternèbre connue présente un style mégathéroïde, mais je ne puis la décrire en détail par manque de matériel de comparaison.

CEINTURE ET MEMBRES ANTÉRIEURS. — L'omoplate est inconnue.

La *clavicule* (V. 1007) [Hoffstetter, 1948 b, pl. III, fig. 2] est pratiquement identique à la pièce de *E. Rusconii* figurée par S. Schaub [1935, pl. II, fig. 14], mais elle est nettement plus petite. Elle est plus massive dans ses proportions que celle de *P. Nazarrei*. La face inférieure, en plus des rugosités particulièrement marquées dans la moitié distale, présente une forte protubérance, qui fait saillie sur le bord antérieur et se situe un peu plus près de l'extrémité sternale que de l'acromiale.

DIMENSIONS : Longueur totale : 349. — Épaisseur et largeur de l'extrémité sternale : 98 × 125. — Épaisseur et largeur de l'extrémité acromiale : 64 × 83.

L'humérus (V. 151, fig. 8) [Hoffstetter, 1948 b, pl. II, fig. 2] est comparable par sa taille à celui

des plus grandes espèces australes, comme *M. Gallardoi* et *P. Nazarrei*. Et cependant il s'agit d'un exemplaire subadulte dont l'épiphyse proximale est encore incomplètement soudée.

La tête, bien détachée, a sa plus grande extension dans le sens antéro-postérieur et fait saillie au-dessus de la surface postérieure. La tubérosité interne, ou trochin, occupe une position haute, comparable à celle de *M. americanum*; chez *P. Nazarrei* elle est développée davantage vers le bas. La tubérosité externe, ou trochiter, est au contraire remarquablement basse et séparée de la tête articulaire par un sillon bien marqué; elle se prolonge sur la face postérieure par une crête d'insertion, soulignée par une excavation. La diaphyse



FIG. 8. — *E. carolinense* SPILLM., EPN, V. 151. Humérus droit, $\times 1/10$.
La Carolina (Guayas). Coll. S. Orbe, R. Hoffstetter.

s'amincit progressivement en même temps qu'elle s'élargit transversalement vers l'extrémité distale; sa partie proximale est plus dilatée que chez aucune espèce de *Megatherium*. Le bord interne, entre trochin et épitrochlée, est plus amplement arqué; sur sa face postérieure, la tubérosité d'insertion du coracobrachial est à peine visible. Vers le milieu du bord externe, on observe une crête saillante de quelque 10 cm de long, qui représente évidemment la crête deltoïde où s'insère le muscle deltoïde; cette crête est plus longue mais moins marquée que chez *M. americanum* [R. Owen, 1860, pl. XIX, à partir de la tubérosité *c* vers le bas]; elle est très diffuse chez *P. Nazarrei* [L. Kraglievich, 1925 b, pl. II, fig. 1]. Elle est au contraire fortement accusée chez *E. Rusconii* où S. Schaub l'a comparée au troisième trochanter du fémur des Périssodactyles; elle est extrêmement forte chez les exemplaires colombiens conservés à

Bogotá. Chez *E. carolinense*, la crête deltoïde se prolonge sur la face postérieure par une surface rugueuse qui continue vers le haut pour se terminer près de la tête articulaire, derrière le trochiter: elle correspond à l'insertion d'un puissant muscle anconé externe. Sur le même bord externe, entre les crêtes deltoïde et supinateur, on observe une échancrure qui représente un vestige de la gouttière de torsion, si marquée chez les Mylodontidés et Dasypodidés; cette réduction, constante chez les divers Mégathéridés, indique certainement une diminution d'importance des faisceaux externes du muscle brachial antérieur. Chez *E. carolinense*, l'échancrure en question est plus ouverte que chez *M. americanum*; en particulier la crête supinateur ne se projette pas en forme d'épine pour la limiter à sa partie inférieure; chez *P. Nazarrei*, l'échancrure est très faiblement marquée. La crête pectorale est peu développée chez *Eremotherium*, comme chez *Megatherium*; sa position chez *E. carolinense* est presque axiale comme chez *P. Nazarrei*; vers le bas elle disparaît à la même hauteur que chez *M. americanum* tandis qu'elle se prolonge davantage chez *P. Nazarrei*. L'extrémité inférieure de l'os, très dilatée et aplatie, présente le même style que chez *Megatherium*.

DIMENSIONS: longueur totale, de la tête articulaire au condyle radial: 795. — Tête articulaire; diamètre antéro-postérieur: 179; diamètre transversal: 135. — Largeur maxima entre trochiter et trochin: 228. — Largeur minima de la diaphyse au-dessus de la crête deltoïde: 137. — Largeur maxima entre épicondyle et épitrochlée: 376. — Largeur de l'articulation distale: 223.

Le *cubitus* (V. 972) n'est connu que par un fragment qui ne permet pas d'observations précises.

Les deux *radius* entiers (V. 148 et V. 149, fig. 9 A) [Hoffstetter, 1948 b, pl. II, fig. 4 et 1949 b, fig. 9] ont une longueur remarquable. Cependant l'espèce pouvait atteindre une taille encore plus grande: en effet, j'ai récolté une épiphyse distale, séparée naturellement de la diaphyse comme cela arrive chez les pièces subadultes, et qui mesure 252 de diamètre transversal (V. 969,

fig. 9B) [Hoffstetter, 1949 b, fig. 9]. Cette observation confirme la remarque faite antérieurement à propos de l'atlas V. 1011. Il ne semble pas cependant que l'espèce équatorienne atteignait les plus grandes tailles observées en Colombie et au Brésil. On notera à ce sujet que la suture des épiphyses se réalisait tardivement chez *E. carolinense*, quand l'animal avait déjà une taille imposante ; et cette observation a une grande importance pour l'interprétation des os plus petits que j'ai séparés sous le nom de *E. elenense*.

La tête du radius est davantage inclinée sur l'axe de l'os que chez *M. americanum* ; le col est plus long (surtout dans l'exemplaire V. 149) et mieux marqué. Du côté cubital, la tubérosité bicipitale occupe une position plus basse et sa forme est plus allongée vers le bas ; par ailleurs on observe un énorme développement des rugosités destinées à l'insertion des ligaments interosseux de l'avant-bras. Le côté opposé présente vers son milieu, comme chez *Megatherium*, une expansion latérale qui correspond à l'insertion du muscle rond pronateur ; cette insertion se situe chez *E. carolinense* un peu plus bas que chez *M. americanum* et elle est moins saillante ; de plus, à partir de ce point, l'os ne présente pas le léger étranglement observé chez l'espèce argentine, mais au contraire il s'élargit progressivement pour se terminer en une épiphyse remarquablement dilatée.

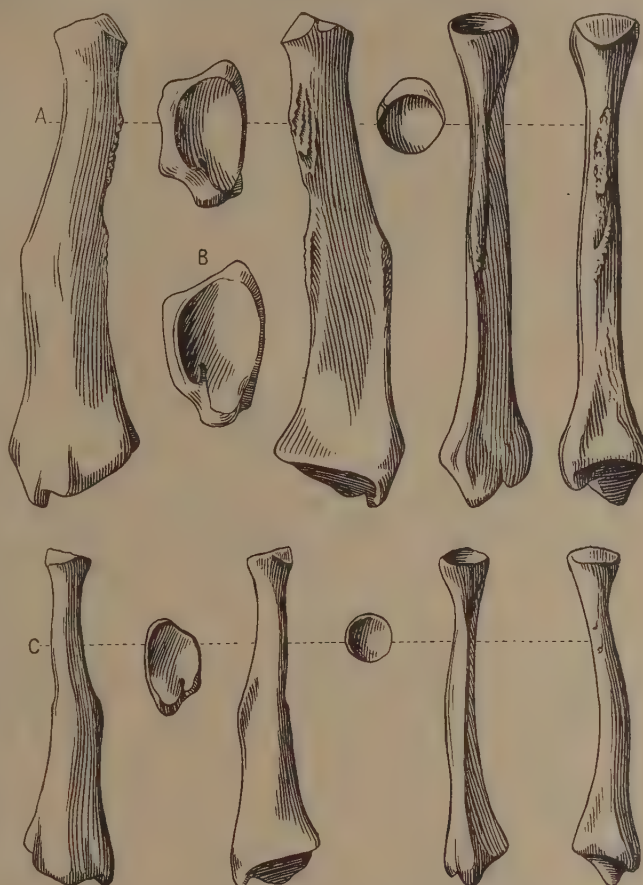


FIG. 9. — A, B : *E. carolinense* SPILLM. Radius. $\times 1/10$. A : V. 149, radius gauche, La Carolina (Guayas) ; B : V. 969, épiphyse distale d'un radius gauche, La Carolina ;

C : *E. elenense* HOFFST. V. 150, radius droit (Holotype). $\times 1/10$.

DIMENSIONS :

	V. 148	V. 149	V. 969
Longueur maxima (oblique), du bord cubital de la tête à l'extrémité du processus styloïde.	720.	764.	
Diamètres de la tête articulaire : antéro-postérieur.	110.	104.	
transversal.	110.	96.	
Diamètres de l'épiphyse distale : antéro-postérieur.	148.	134.	
transversal.	213.	217.	252.

La description antérieure concerne les exemplaires équatoriens, qui sont excellemment conservés. Je ne crois pas qu'il faille exagérer l'importance des particularités observées avant d'avoir pu fixer des limites de variations, basées sur un matériel nombreux. En effet, les deux échantillons de La Carolina présentent certaines divergences, entre eux et avec les pièces du Totumo. De ce dernier gisement, S. Schaub a figuré deux pièces incomplètes qu'il attribue aux espèces *Rusconii* et *americanum*. Les bases me paraissent fragiles pour démontrer l'existence de la seconde sur la

côte vénézuélienne. Je serais plutôt enclin à n'admettre qu'un Mégathéridé, *E. Rusconii*, dans le gisement du Totumo, quitte à lui reconnaître une certaine variabilité dans les os de l'avant-bras.

La main (fig. 10, 11) [Hoffstetter, 1948 b, pl. III, fig. 3-4 et 9], comparée à celle de *M. americanum*, apparaît relativement large et courte.

Du carpe, je connais le scaphoïde (fig. 10 S, 11 A) [Hoffstetter, 1949 b, fig. 10], le magnum et l'unciforme (fig. 10 U). Ces diverses pièces présentent des différences marquées avec les éléments homologues de *Megatherium*.

Le scaphoïde est beaucoup plus développé dans le sens dorso-palmaire; son articulation avec le radius est grossièrement trapézoïdale; le bord de contact avec le lunaire est moins sinueux; le processus postéro-externe est moins allongé; le bord palmaire est moins profondément échancré. De ce fait, la vue proximale de cet élément est clairement distincte de ce qu'on observe chez *Megatherium*.

Le trapézoïde n'est pas connu, mais paraît avoir été très réduit.

Le grand os présente les mêmes rapports que celui de *Megatherium*, mais ses proportions sont différentes.

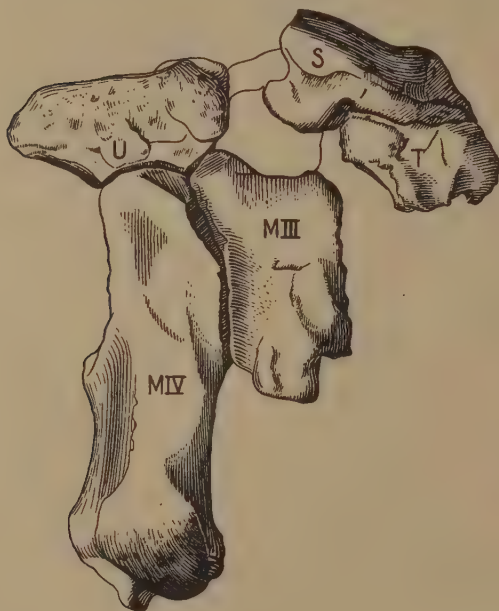


FIG. 10. — *E. carolinense* SPILLM.
Éléments de la main droite. $\times 1/4$.

S : V. 1001, scaphoïde ; U : V. 1004, unciforme ; T : V. 1002, trapèze + métacarpien I ; MIII : V. 1003, métacarpien III ; MIV : V. 1005, métacarpien IV. La Carolina (Guayas). Coll. R. Hoffstetter.

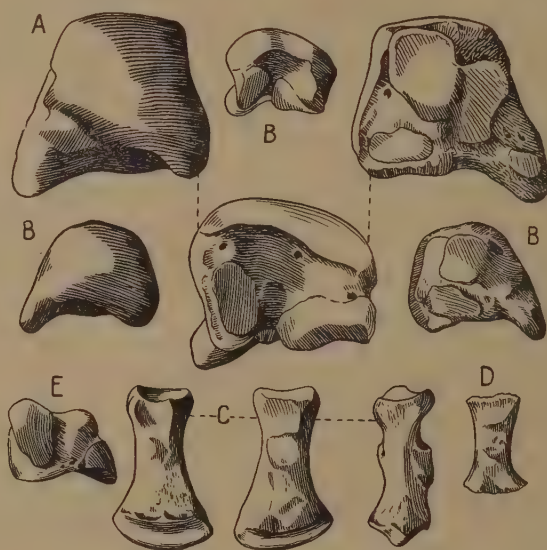


FIG. 11. — Éléments de la main d'*Eremotherium*. $\times 1/4$.

A : *E. carolinense* SPILLM. V. 1001, scaphoïde droit ; B à E : *E. elenense* (HOFST.) ; B : V. 760, scaphoïde droit ; C : V. 756, métacarpien II gauche ; D : V. 757, métacarpien II gauche juvénile ; E : V. 765, pyramidal gauche. La Carolina (Guayas). Coll. R. Hoffstetter.

L'unciforme est très particulier. Il forme latéralement une expansion qui porte une large surface d'articulation pour le métacarpien V, tandis que le même élément, chez *M. americanum*, est comme tronqué latéralement et n'offre qu'un contact réduit avec le 5^e doigt. La morphologie observée chez *E. carolinense* paraît constante; on la retrouve exactement semblable chez trois pièces connues, lesquelles sont, d'ailleurs, de taille presque identique puisque leur diamètre transversal atteint respectivement 117, 121 et 124 chez les trois échantillons. J'ai observé une disposition très semblable chez l'*Eremotherium* de Bahia conservé au Musée de Rio. Par contre il m'a semblé que celui de Colombie présentait une articulation beaucoup moins étendue avec le métacarpien V; le même élément est malheureusement inconnu chez *E. Rusconii* du Venezuela.

Je connais les métacarpiens I, III et IV.

Le métacarpien I est en réalité un élément complexe qui a englobé le trapèze, comme l'a signalé A. Cabrera [1929 c]. Le même phénomène est fréquent chez divers groupes de Gravigrades; de sorte que l'interprétation de R. Owen [1860], selon laquelle le trapèze serait soudé au scaphoïde, apparaît peu probable. Ce premier

métacarpien est quelque peu variable chez les Mégathéridés, et, par conséquent, les quelques différences observées chez *E. carolinense* ne sont peut-être pas significatives.

Les pièces III et IV sont au contraire très démonstratives. Elles sont puissantes et relativement courtes. Leur longueur atteint les chiffres suivants : métacarpien III (3 exemplaires) : 157, 162, 167 ; — métacarpien IV (2 exemplaires) : 256, 264.

On remarquera que ces dimensions restent un peu inférieures à celles de l'exemplaire du Totumo, type de *E. Rusconii*.

Les deux pièces, comparées à celles de *Megatherium*, montrent un développement beaucoup plus marqué dans le sens dorso-palmaire. A cet égard, le métacarpien III est très significatif. Sa forme, que S. Schaub a fait connaître chez *E. Rusconii*, paraît constante dans toutes les espèces du genre : sans entrer dans une description détaillée, il suffira de comparer la figure 10, M III avec celles qu'a données S. Schaub [1935], pour noter l'analogie entre les pièces équatorienne et vénézuélienne, et leur différence avec les vrais *Megatherium*. En dehors de la forme générale, on observe quelques particularités : par exemple la quille articulaire distale est beaucoup moins déplacée vers le côté interne que chez *Megatherium*, ce qui semble indiquer des doigts moins recourbés vers l'intérieur. Par contre je ne crois pas qu'il faille accorder trop d'importance au degré de complication des facettes articulaires de l'extrémité proximale ; S. Schaub a longuement décrit ces particularités chez *E. Rusconii* ; je ne les retrouve pas dans le matériel équatorien ; de sorte que ces différences ont tout au plus une valeur spécifique.

Mes récoltes comprennent aussi quelques phalanges de la main. Mais le manque de matériel de comparaison rend difficile leur détermination exacte. En tout cas ces pièces ne paraissent pas avoir atteint, chez *E. carolinense*, un développement aussi important que chez *M. americanum*. La phalange III-3 est malheureusement inconnue chez la forme équatorienne, ce qui m'interdit de la comparer avec les pièces de El Salvador et de Floride étudiées par R. A. Stirton [1949]. En ce qui concerne le doigt IV, dont j'ai figuré une phalange unguéale [1948 b], on observe que la pièce était beaucoup moins dissymétrique que celle de *M. americanum*, et que, par conséquent, le doigt ne devait pas être aussi recourbé vers l'intérieur.

En résumé, la main de *E. carolinense*, comme en général celle d'*Eremotherium*, était autrement construite que celle de *Megatherium*. Plus large, plus courte et plus épaisse, elle paraît moins spécialisée, plus « normale ».

MEMBRE POSTÉRIEUR. — Le bassin est inconnu.

Le fémur (fig. 12 A) [Hoffstetter, 1948 b, pl. II, fig. 1 a, b, c, d] est un des éléments les plus caractéristiques d'*Eremotherium*. A lui seul, il suffirait pour justifier la création d'un genre spécial.

Comparé à celui de *Megatherium*, l'os est moins large par rapport à sa longueur, spécialement à ses extrémités.

Un caractère des plus typiques concerne la disposition du grand trochanter. Celui-ci est développé presque dans le même plan que le reste de l'os ; tandis que chez *M. americanum*, il est fortement rejeté vers l'arrière, donnant lieu à une torsion qu'on n'observe pas chez *Eremotherium*. Il en résulte que le bord externe, entre le trochanter et l'épicondyle, est pratiquement rectiligne dans le genre tropical, au lieu de former, comme chez *Megatherium*, une forte concavité antérieure. Un autre caractère corrélatif est l'aspect de la face postérieure qui, chez *E. carolinense*, est presque plane avec un bombement diagonal qui va de la base du trochanter à l'entépicondyle. Ces diverses caractéristiques sont fondamentales et traduisent une disposition plus primitive que celle de *M. americanum*, disposition que je ne connais chez aucun des *Megatherium* classiques pléistocènes. On trouve une disposition assez semblable chez « *Paramegatherium* » *incognitum* du Pliocène (?) de Mendoza, dont le fémur a été figuré par C. Rusconi [1945, fig. 1-3] ; mais l'os présente des différences marquées, principalement dans l'extension du grand trochanter et dans la disposition de la facette rotulienne. Une autre forme comparable est *M. Istilarti*, du Pliocène, duquel L. Kraglievich [1925 a] dit que « el hueso es aplanado y de contorno rectangular », sans insister davantage ; dans le même travail, la figure de la pl. V rappelle assez la forme géné-

rale du fémur d'*Eremotherium* en vue frontale ; mais une vue de profil serait nécessaire pour contrôler la disposition du trochanter que L. Kraglievich ne mentionne pas explicitement.

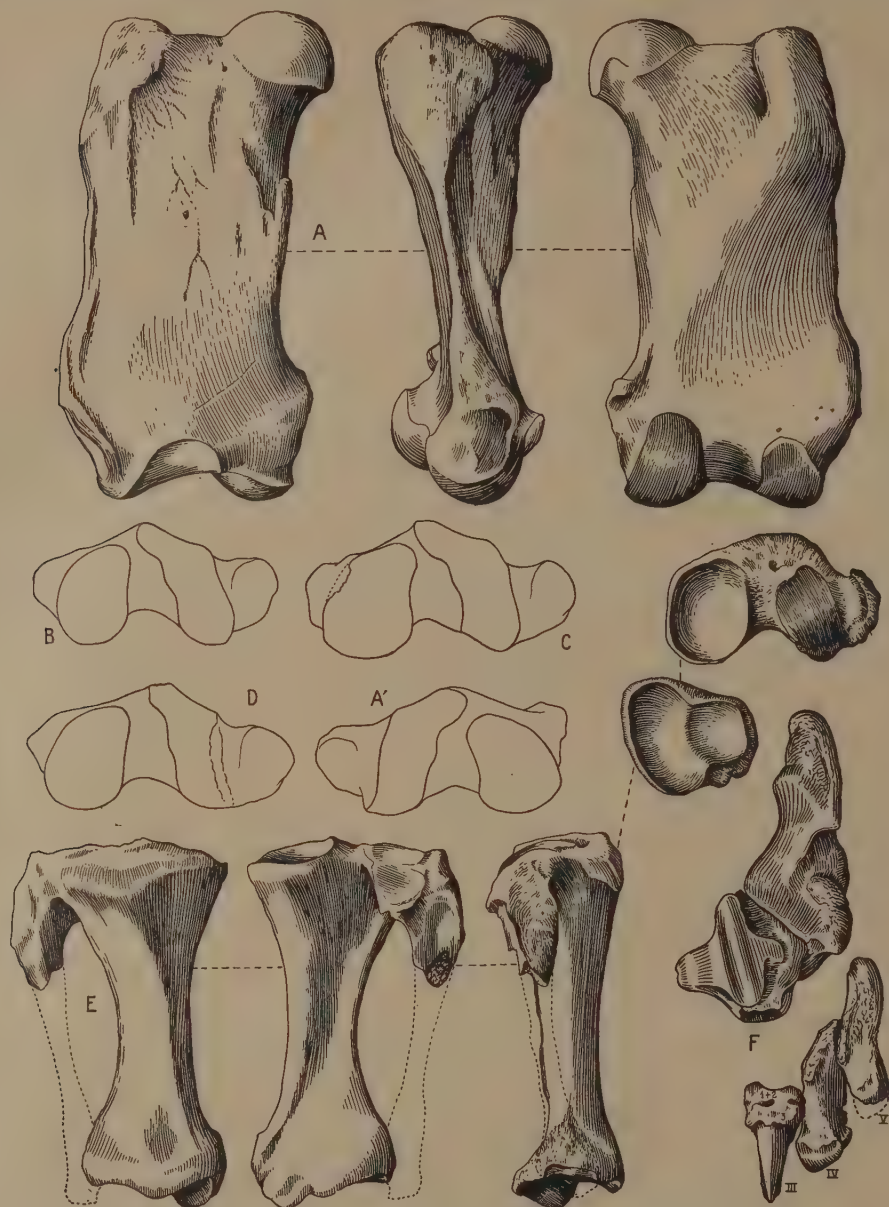


FIG. 12. — *E. carolinense* SPILLM.

A : EPN, V. 155, fémur droit. A' : EPN, V. 155 ; B : EPN, V. 157 ; C : EPN, V. 251 ; D : EPN, V. 156, schémas de l'extrémité distale de 4 fémurs montrant la faible variabilité. E : EPN, V. 153, tibia droit et fragment de péroné. F : V. 973, 981, 982, 1000, 1006, éléments du pied gauche (individus différents). $\times 1/10$. La Carolina (Guayas). Coll. S. Orbe, R. Hoffstetter.

D'autre part nous verrons que la position de la facette rotulienne de l'espèce pliocène est la même que chez *Megatherium*, et très distincte de celle d'*Eremotherium*.

Le bord interne du fémur de *E. carolinense* est beaucoup moins profondément incurvé que

chez *M. americanum* ; les deux espèces présentent à la face antérieure un relief rugueux, équivalent du petit trochanter, et où s'insère le psoas iliaque.

Chez *E. carolinense*, les épicondyles sont moins saillants latéralement que chez *Megatherium*, surtout l'externe qui, au lieu de former une pointe très développée, apparaît tronqué et présente une épaisseur réduite, comme chez *Paramegatherium*.

Les condyles ont sensiblement la même disposition que chez *M. americanum*. La fosse intercondylienne est moins profonde ; sa largeur varie quelque peu ; elle semble plus réduite dans les exemplaires équatoriens que chez *E. Rusconii* du Venezuela.

La facette rotulienne, comparée avec celle de *M. americanum*, montre un développement médial beaucoup plus marqué. On le note particulièrement dans la vue frontale (fig. 12) : la facette prolonge le condyle latéral sans discontinuité et atteint par son bord interne le plan vertical qui passe par le bord externe du condyle interne ; de telle sorte que cette facette présente une surface étendue et se place presque dans l'axe du corps de l'os ; ceci contraste avec l'extension réduite et la position franchement latérale de cette même facette chez *M. americanum* et *M. Istilarti*. A ce sujet, et suivant en cela les arguments judicieux développés par L. Kraglievich [1925 b] à propos de *Paramegatherium Nazarrei*, il est évident que *Eremotherium* est plus primitif que les vrais *Megatherium*. Cette observation avait conduit S. Schaub [1935, 1950] et moi-même [1948 b] à supposer une possible appartenance de l'espèce *Rusconii* au genre ou sous-genre *Paramegatherium*. Postérieurement, et grâce à l'obligeance de MM. A. E. Riggi et L. J. Kraglievich, j'ai pu examiner le type de *P. Nazarrei* et observer que celui-ci, s'il ressemble effectivement à *Eremotherium* par le développement médial de la facette rotulienne, présente pour celle-ci une disposition nettement distincte ; cette facette est très déprimée et franchement concave, tandis que, chez *Eremotherium*, elle s'élève notablement à sa partie interne. En ce qui concerne « *Paramegatherium* » *incognitum*, autre espèce que C. Rusconi [1945] a placée, peut-être un peu témérairement, dans le genre *Paramegatherium*, la disposition de la facette rotulienne est encore plus distincte de celle d'*Eremotherium*. En définitive, si l'on compare la vue distale du fémur d'*Eremotherium* [S. Schaub, 1935, pl. II, fig. 15 ; R. Hoffstetter, 1948 b, pl. II, fig. 1 d] et ici fig. 12 avec les figures données par L. Kraglievich [1925 b], on remarque que *Eremotherium* présente une disposition comparable à celle de « *Plesiomegatherium Burmeisteri* » MORENO et MERCERAT¹ [Kraglievich, 1925 b, pl. III, fig. 7] de l'Araucanien de Catamarca, avec un développement médial de la facette rotulienne encore plus accusé. Cette disposition doit donc s'interpréter comme un caractère archaïque conservé par *Eremotherium*. La considération de celui-ci montre que ce genre ne peut descendre de formes pliocènes comme *Megatherium Istilarti* qui étaient déjà plus spécialisées à ce sujet. On doit rechercher la souche commune dans des genres plus anciens, comme *Plesiomegatherium* et *Pyramiodontherium*.

Notons enfin que les relations entre *Paramegatherium* et *Eremotherium* sont encore obscures. Il se peut qu'une connaissance plus complète du premier conduise à admettre qu'il s'agit de deux formes co-génériques. Mais je suis convaincu que la différence observée dans l'extrémité distale du fémur s'accompagne de caractères corrélatifs qui justifieront au moins une distinction subgénérique.

DIMENSIONS :	V. 251	V. 155	V. 156	V. 157	V. 158
Hauteur, des condyles à la tête articulaire.	735	721	697	689	
Hauteur, des condyles au trochanter.	728	705	685	683	
Largeur, de la tête artic. au trochanter.	360	383	354	347	
Largeur minima de la diaphyse.	276	287	269	261	260
Largeur entre les épicondyles.	403	385	404	382	400
Largeur maxima de l'articulation distale.	287	287	290	270	277

1. Selon A. CABRERA [1928], cette espèce se nomme *Pyramiodontherium Bergi* (MORENO et MERCERAT).

Ces dimensions montrent donc une certaine variabilité. Mais on note que l'espèce équatorienne reste au-dessous des plus grandes tailles observées en Colombie et au Brésil.

Le *tibia* (fig. 12 E) [Hoffstetter, 1948 b, pl. II, fig. 3] est connu par trois bons exemplaires. Il présente un style très comparable à celui de *Megatherium*. Cependant, chez *Eremotherium*, la diaphyse se dilate vers le haut plus progressivement que dans le genre de Cuvier.

Comme il est de règle chez les Mégathéridés évolués, le *péroné* se soude avec le *tibia* par son extrémité proximale ; mais cette suture est plus étendue que chez *M. americanum*. En bas les deux os restent articulés dans tous les exemplaires connus de *E. carolinense* ; chez *M. americanum*, la suture distale ne s'effectue que dans les individus séniles.

DIMENSIONS :	V. 152	V. 153	V. 154
Longueur du tibia.	565	555	564
Longueur du péroné.	510		
Diamètre transversal de l'extrémité proximale du tibia.	284	290	292
Diamètre transversal de l'extrémité distale du tibia.	238	227	249

La figure 12 F représente, à la même échelle, les divers éléments du *pied* gauche que je possède, mais qui appartiennent à des individus différents. On y observe quelques particularités. Par exemple le métatarsien V est plutôt comprimé chez *E. carolinense* et plutôt déprimé chez *M. americanum*. Mais dans l'ensemble les divers éléments sont bien comparables dans les deux espèces.

En ce qui concerne les dimensions, on observe une concordance satisfaisante d'une part entre les éléments proximaux (calcanéum et astragale), d'autre part entre les distaux (métapodes et phalanges). Par contre il apparaît une certaine dysharmonie entre les deux groupes : les doigts sont relativement petits par rapport aux os du tarse. Il se pourrait que cela s'explique par une différence de taille entre les individus distincts auxquels appartiennent les divers éléments. Cependant, si l'on observe les pièces représentées par plusieurs exemplaires, on ne note qu'une faible variabilité dans les dimensions. En effet, trois calcanéums connus (V. 1006, 1021 et 1020) mesurent respectivement 391, 392 et 411 de long ; trois astragales (V. 1018, 1019 et 1000) ont respectivement 210, 218 et 219 de diamètre proximo-distal (du bord inférieur de la cavité naviculaire au bord postérieur de la trochlée) et 215, 210, 222 de diamètre transverse (de l'extrémité de l'apophyse odontoïde au bord externe de l'articulation pour le calcanéum). Deux métatarsiens IV (V. 980 et 982) répondent à 220 et 239 de longueur totale, et c'est précisément le plus grand qui a été figuré. On observe donc une certaine homogénéité dans les dimensions. D'autre part le 3^e doigt (V. 973), malgré sa taille assez faible, correspond à un adulte, étant donné qu'il présente non seulement la fusion classique entre les phalanges 1 et 2, mais aussi entre cet élément complexe et la phalange unguéale. De sorte que nous sommes conduits à admettre que, chez *E. carolinense*, les doigts du pied étaient relativement plus faibles que chez *Megatherium*.

Eremotherium elenense (HOFFSTETTER 1949).

Fig.-texte 9 C, 11 B-E et 13.

= *Megatherium* sp. A HOFFSTETTER [1948b, p. 16].

= *Megatherium* aff. *Rusconii* SCHAUB (part.). Hoffstetter [1948b, pl. III, fig. 7].

= *Schaubia elenensis* HOFFSTETTER [1949b, p. 31-42, fig. 7-10 p. p.].

J'ai beaucoup hésité avant d'admettre, dans le matériel récolté à La Carolina, l'existence d'une petite espèce de Mégathéridé, distincte de *E. carolinense*. En effet, il est très exceptionnel de trouver dans une même faune deux espèces du même genre qui se distinguent essentiellement par la taille. Et à ce sujet on ne peut oublier les dangers qu'il y a à confondre des caractères juvéniles avec des différences spécifiques ou génériques ; c'est ainsi que F. Ameghino a créé le genre *Neoracanthus* AMEGHINO 1889 (= *Oracanthus* AMEGH. 1885 *neq* AGASSIZ 1835) sur la base de pièces juvéniles qui appartiennent, en réalité, au genre *Megatherium* comme l'a montré depuis R. Lydekker, suivi en cela par A. Cabrera, L. Kraglievich, etc.

Dès mon premier contact avec la faune carolinienne, j'ai été frappé par la présence dans la collection Spillmann de diverses mandibules, maxillaires et dents isolées, qui se particularisent par leur taille réduite, tandis que personnellement je n'avais rencontré dans le gisement que des restes d'une grande espèce : *E. carolinense*. J'ai cru d'abord que les petites pièces représentaient des stades de croissance de la même espèce, et en conséquence j'ai figuré la meilleure de ces petites mandibules [1948 b, pl. III, fig. 7], comme une forme juvénile de *Megatherium* aff. *Rusconii*.

Cependant, dans mes fouilles postérieures, j'ai récolté divers éléments squelettiques d'un Mégathéridé, lesquels, malgré une taille exceptionnellement réduite, présentent un état d'ossification très avancé, ce qui prouve l'âge adulte des animaux correspondants. Il s'agit particulièrement d'un radius (signalé sous le nom de *Megatherium* sp. A, [Hoffstetter, 1948 b, p. 16]) un scaphoïde, un pyramidal, un métacarpien II et une astragale incomplète. D'autre part, et ceci est encore plus convaincant, ces divers éléments concordent entre eux par leur taille ; ils correspondent, en dimensions linéaires, environ aux 7/10 des pièces homologues de *E. carolinense*. La différence est importante car, en volume, et par conséquent en poids, le rapport serait de 1 à 3.

Enfin, un examen plus attentif des dents, maxillaires et mandibules, conduit à la même conclusion. Parmi les molaires isolées, par exemple, certaines proviennent d'animaux très jeunes, comme le révèlent leur forme tronconique ou pyramidale et leur faible usure ; mais à côté de celles-ci s'observent des dents parfaitement prismatiques qui peuvent très bien correspondre à des individus adultes ou subadultes. Or, si l'on place sur un graphique les points correspondants aux deux diamètres (antéro-postérieur et transversal) des diverses dents adultes rencontrées dans le gisement, on observe dans chaque catégorie (M^3 par exemple) que les points représentatifs se distribuent en deux lots parfaitement séparés : l'un correspond évidemment à *E. carolinense* et l'autre à la petite espèce, *E. elenense*. On remarque de même que les petits maxillaires et mandibules ne dépassent pas une taille qui correspond précisément aux 7/10 de *E. carolinense* et représente la taille adulte de *E. elenense*.

L'attribution de cette petite espèce au genre *Eremotherium* est probable, mais non définitivement prouvée. Il serait souhaitable en particulier d'en connaître le fémur pour contrôler l'existence des particularités si spéciales du genre considéré. Cependant les caractéristiques des os connus de l'espèce *elenense* sont plus voisines de celles d'*Eremotherium* que de celles de *Megatherium*, et c'est pourquoi j'ai inclus la petite espèce tropicale dans le premier genre.

Comme petites formes de Mégathéridés du Pléistocène, on connaît *M. Lundi*, de l'Argentine et de l'Uruguay, que certains auteurs rattachent à *M. americanum*. Une autre espèce de taille réduite a vécu dans le S du Pérou : j'ai pu en observer un fragment mandibulaire au Musée de Puno et quelques restes au Musée Javier Prado de Lima. Ces deux formes appartiennent incontestablement au genre *Megatherium*. Par contre, l'espèce ici considérée est encore plus petite que les précédentes et de plus elle s'en distingue en particulier par la forme de la mandibule et du scaphoïde. Il serait nécessaire de pouvoir la comparer, avec *M. Laurillardi* LUND, qui, d'après son auteur, serait une petite espèce tropicale, tandis que C. de Paula Couto la considère comme probablement identique à la grande espèce *E. Rusconii*.

MATÉRIEL. — *Holotype* : EPN, V. 150 ; un radius droit (coll. R. Hoffstetter) (fig. 9 C).

Paratypes : a) récoltés par R. Hoffstetter (EPN) :

- | | |
|--|---|
| V. 760 : scaphoïde droit (fig. 11 B). | V. 952 : fragment de maxillaire droit, adulte, avec M^3 et les alvéoles antérieurs. |
| V. 765 : pyramidal gauche (fig. 11 E). | V. 958 : fragment postérieur de maxillaire droit, avec M^4 et M^3 , très jeune. |
| V. 756 : métacarpien II gauche (fig. 11 C). | V. 869 : sternèbre. |
| V. 757 : métacarpien II gauche, juvénile, désépiphysé (fig. 11 D). | |
| V. 920 : astragale gauche incomplète. | |

b) récoltés par F. Spillmann (EPN) :

- V. 944 : maxillaire droit incomplet en arrière, et fragment du maxillaire gauche, avec les 4 premières dents de chaque côté ; subadulte (fig. 13 A).
- V. 955 : maxillaire droit presque complet avec les 5 dents ; subadulte (fig. 13 B).
- V. 978 : branche mandibulaire gauche, un peu détériorée à la symphyse et sans processus coronoïde et angulaire (fig. 13 D).
- V. 951 : branche mandibulaire gauche, incomplète en arrière, mais avec la région symphysaire intacte.
- V. 950 : branche mandibulaire droite, très jeune (fig. 13 C).
- V. 870 : sternèbre.

Matériel rapporté à la même espèce : On en trouvera la liste dans ma publication antérieure [Hoffstetter, 1949 b, p. 33-34].

GISEMENT ET AGE GÉOLOGIQUE. — Tout le matériel a été récolté dans la région de La Carolina (gis. 34), dans la « tierra brea » de l'ancien estuaire. Il appartient au Carolinien (Pléistocène supérieur).

DESCRIPTION : LE MAXILLAIRE SUPÉRIEUR. — Je ne dispose d'aucune pièce complètement adulte. Celle qui atteint les plus grandes dimensions (V. 952) est très incomplète : elle comprend les trois premiers alvéoles et une partie du quatrième, avec une seule dent conservée, M³.

Les 3 alvéoles antérieurs mesurent 95 mm de longueur totale et la dent correspond à 28 comme dimensions antéro-postérieure et transversale. Ces chiffres doivent être voisins de la taille définitive car la dent isolée la plus forte que j'aie pu observer, une M² droite (V. 902), mesure 31,4 comme largeur maxima. Les deux pièces les plus complètes (V. 955 et 944) (fig. 13) [Hoffstetter, 1949 b, fig. 7] correspondent à des individus subadultes car aucune suture n'est oblitérée. La longueur totale de l'os atteint 187 mm dans la pièce V. 955 qui conserve ses deux extrémités, et la série dentaire mesure 119 de long dans le même exemplaire. Les 3 premiers alvéoles atteignent 76 dans V. 955 et 78 dans V. 944, chiffres inférieurs à celui de l'échantillon adulte V. 952.

Dans la configuration du palais, on observe de grandes analogies avec *E. carolinense*. En particulier la largeur minima interdentaire est relativement grande, plus même que chez la grande espèce carolinienne : en effet, tandis que chaque série dentaire a une largeur maxima de 25 mm, le palais présente entre ces séries un diamètre minimum de 36. On remarque également que, comme chez *E. carolinense*, le bord interne des séries dentaires est nettement arqué. Enfin les trous palatins présentent aussi la même disposition : les forams majeurs se situent pratiquement au niveau du bord antérieur de la première dent et sont accompagnés latéralement par des forams secondaires.

Antérieurement, les maxillaires s'étendent longuement en avant des dents, mais cette extension est variable : elle mesure 44 mm chez V. 955 et 31 chez V. 944, bien que les deux exemplaires aient une taille très comparable. Dans le plan du palais, les maxillaires s'étrécissent en avant des dents et sont limités latéralement par deux arêtes convergentes antérieurement, qui se terminent au fond des échancrures d'insertion des pré-maxillaires ; celles-ci sont beaucoup plus profondes que dans le genre *Megatherium*.

Latéralement, le maxillaire se renfle davantage que chez *E. carolinense*, pour entourer la cavité nasale, et se termine en haut par les échancrures destinées à recevoir les os nasaux. Dans l'ensemble, le rostre maxillo-nasal est relativement long, étroit et déprimé, et rappelle plus *Eremotherium* que *Megatherium*.

L'insertion de l'arc zygomatique occupe une position antérieure, au niveau de la première dent, comme chez tous les Mégathéridés pléistocènes. Le canal infraorbitaire débouche en avant par un (V. 955) ou deux (V. 944) forams infraorbitaires.

LA MANDIBULE. — La mandibule est représentée dans les collections de l'École Polytechnique de Quito, et spécialement dans les récoltes de F. Spillmann, par une bonne série qui va depuis des pièces très jeunes, avec des dents encore tronconiques et peu usées (V. 950) jusqu'à un exemplaire qui paraît adulte (V. 978). Les deux extrêmes sont représentés dans la fig. 13. Le spécimen

adulte y a été complété dans sa région symphysaire par comparaison avec la pièce V. 951, un peu plus petite, mais qui conserve intacte sa partie antérieure.

Comme on l'a déjà vu à propos des grandes espèces d'*Eremotherium*, la mandibule est beaucoup moins spécialisée que celle de *Megatherium* ; sa forme, comparée avec celle de ce dernier genre, paraît étirée longitudinalement.

La longueur de la partie prédentaire, observée sur V. 951, est égale à la distance qui va depuis le bord antérieur de la première dent jusqu'à la moitié de la dernière molaire. La symphyse ne se prolonge pas en arrière au delà de la partie antérieure de la première dent, avec une seule exception assez curieuse : chez une branche

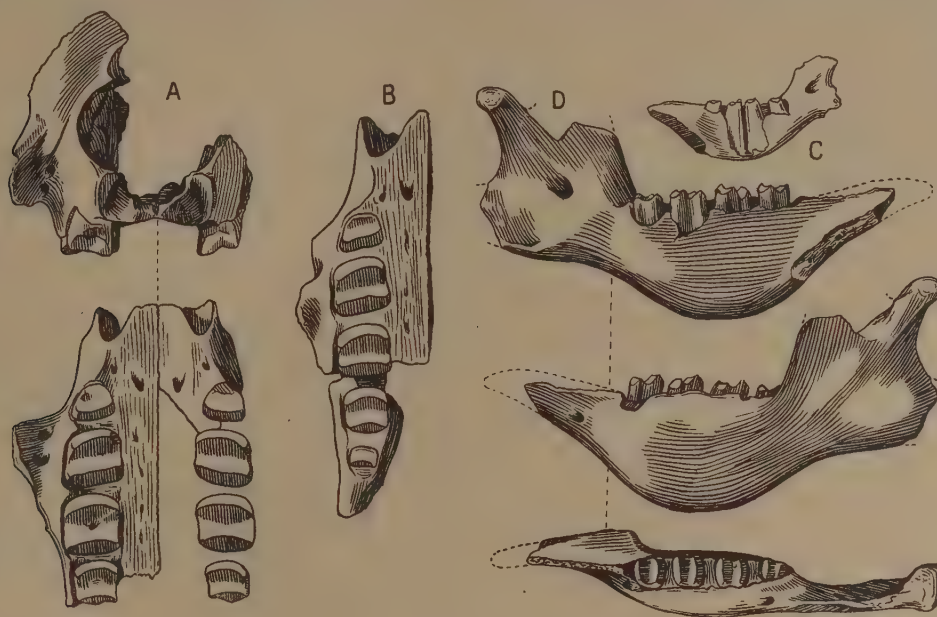


FIG. 13. — *E. elenense* (HOFFSTETTER).

A, B : EPN, V. 944, 955, maxillaires supérieures ; C : EPN, V. 950, mandibule très jeune ;
D : EPN, V. 978, mandibule adulte. $\times 1/6$. La Carolina (Guayas).

mandibulaire jeune (V. 948), qui présente une forme semblable aux autres pièces, la symphyse s'étend jusqu'à la moitié de la 2^e molaire ; il s'agit sans doute d'un caractère accidentel.

Comme chez *E. carolinense*, la région alvéolaire est peu profonde et limitée en bas par une courbe régulière, sans expansion de type mégathéroïde. Le condyle est étiré vers l'arrière ; l'angle formé par le point alvéolaire antérieur, le postérieur et le sommet du condyle mesure 142°, comme chez *E. carolinense*.

L'apophyse coronoïde est brisée ; mais on observe que son bord antérieur est nettement incliné vers l'arrière et qu'il découvre, en vue latérale, une grande partie de la dernière molaire.

DIMENSIONS DE LA PIÈCE ADULTE (V. 978) :

Longueur probable depuis le condyle jusqu'à la pointe antérieure reconstituée.	420 a
Longueur depuis le condyle jusqu'au point antérieur conservé.	383
Hauteur maxima de la région alvéolaire.	110
Distance entre le point alvéolaire postérieur et le condyle.	167
Longueur de la série dentaire.	144
Largeur maxima des dents (sur M_2).	32,5

LE RADIUS. — Un radius droit (V. 150), bien conservé, constitue le type de l'espèce. L'examen de la fig. 9 montre qu'il s'agit d'une pièce adulte et non d'un jeune de *E. carolinense*. En effet,

l'épiphyse V. 949, malgré sa taille considérable, a été rencontrée isolée (et non brisée) et elle présente des rugosités qui indiquent la persistance du cartilage de conjugaison : elle correspond donc à un individu de *E. carolinense* encore subadulte mais exceptionnellement grand. Par contre, le radius V. 150 est bien ossifié, avec les épiphyses complètement soudées, et appartient à un animal adulte. Cependant ses dimensions linéaires correspondent aux 7/10 de celles d'un radius courant de *E. carolinense* et aux 56/100 de l'épiphyse V. 949. Une telle différence me paraît décisive pour démontrer que la pièce considérée appartient à une espèce distincte.

Le radius est assez semblable à celui de *E. carolinense* dans sa morphologie. Cependant il se distingue par une courbure beaucoup plus accusée, de sorte que la face postérieure (en pronation) est nettement concave dans le sens longitudinal. De plus, et corrélativement à sa taille réduite, les insertions ligamentaires et musculaires sont beaucoup moins apparentes que dans la grande espèce.

La tête articulaire est moins inclinée sur l'axe de l'os. Le col est long et grêle. Sur le bord cubital, le tubercule bicipital est peu saillant ; il commence à 9 cm du bord de la cupule proximale et se prolonge sur environ 8 cm. Les rugosités des ligaments interosseux sont peu marquées. Le bord anticubital porte également vers son milieu une expansion latérale pour l'insertion du muscle rond pronateur ; l'arête marginale qui la prolonge vers le bas se termine au-dessus du processus styloïde par un tubercule beaucoup moins développé que chez *E. carolinense*.

DIMENSIONS :

Longueur maxima (oblique), depuis le bord cubital de la cupule jusqu'au processus styloïde.....	520
Diamètres de la tête de l'os : antéro-postérieur.....	76
transversal.....	74
Diamètres de l'extrémité distale : antéro-postérieur.....	88
transversal.....	141

LA MAIN (fig. 11 B, C, D, E). — De la main, je connais trois éléments : le pyramidal (V. 765), le scaphoïde (V. 760) et le métacarpien II (V. 756), qui tous semblent correspondre à des adultes.

Le pyramidal n'a pu être comparé avec celui de *E. carolinense* qui est encore inconnu ; mais la pièce de *E. elenense* présente le même style que celle de *Megatherium*, avec des dimensions réduites : 62 de diamètre transversal, 48 de longueur proximo-distale et 34 d'épaisseur maxima. Le scaphoïde ressemble beaucoup à la pièce homologue de *E. carolinense*, et ses dimensions équivalent aux 7/10 de la grande espèce ; de petites différences apparaissent (fig. 11) entre les deux espèces, principalement dans l'extension des facettes articulaires pour le lunaire et le grand os ; mais il est impossible de dire, sur la base d'un seul exemplaire de chaque espèce, s'il s'agit de variations individuelles ou de différences spécifiques. En tout cas, la morphologie générale de l'os indique un *Eremotherium* et non un *Megatherium*. Le métacarpien II a été comparé au Musée de La Plata avec celui de *M. americanum* ; sa morphologie est très semblable, avec une forte dilatation de l'extrémité distale ; ses dimensions sont également réduites : 97 de longueur, 62 × 36 comme diamètres dorso-palmaire et transversal de l'extrémité distale. Il s'agit cependant d'un adulte, avec épiphyses bien soudées, alors que je connais 3 pièces juvéniles plus petites, désépiphysées, qui conservent les rugosités d'insertion du cartilage de conjugaison (V. 757, fig. 11 D).

LE PIED. — Le pied de la petite espèce carolinienne est très pauvrement connu. Je n'ai rencontré qu'une astragale (V. 920) assez incomplète. Les dimensions qui peuvent être prises correspondent également à environ 7/10 de celles de *E. carolinense*. La pièce présente un style méga-théroïde, avec une cupule naviculaire plus étroite transversalement que chez *E. carolinense*.

Les Mégathéridés du couloir interandin de l'Équateur

La famille des Mégathéridés est également représentée dans le couloir interandin de l'Équateur, mais pauvrement.

F. Spillmann [1931, p. 22-23] a signalé la trouvaille de dents isolées et d'une phalange unguéale

dans la quebrada de « Yanu-Chico » (en réalité Llano Chico, gis. 10) au N de Quito. Les pièces correspondantes figurent, en effet, dans la collection de cet auteur. Il s'agit d'abord de deux fragments de dents (EPN, V. 956 et 957), qui portent encore la mention de la provenance ; elles mesurent respectivement 30 et 35 mm de diamètre transversal et correspondent par conséquent à la taille de *E. elenense*. La phalange unguéale (V. 970) a perdu son étiquette, mais son aspect indique qu'elle a été récoltée dans la cangahua ; comme c'est la seule pièce qui réponde à l'indication de F. Spillmann, il est très probable qu'il s'agit du fossile de Llano Chico. C'est une phalange terminale du troisième doigt postérieur ; elle ressemble beaucoup en forme et en dimensions à la pièce V. 973 que j'ai attribuée à *E. carolinense*.

Ces quelques pièces sont insuffisantes pour qu'on puisse essayer de les classer avec précision. Leur âge même est incertain, puisqu'on ne connaît pas l'endroit précis de leur récolte. Cependant, si l'on remarque qu'à Llano Chico le dernier Interglaciaire semble seul fossilifère, il est probable qu'on se trouve en face d'une faune puninienne, à laquelle appartient d'ailleurs l'*Equus* (*Amerhippus*) *Andium* de même provenance, dont Spillmann avait fait son *Neohippus rivadenéirae*.

Un Mégathéridé, probablement le même, a vécu dans la zone de Punín. F. Spillmann [1938, p. 373] cite un *Megatherium* sp. dans sa liste de la faune de Chalán ; mais je ne retrouve rien dans sa collection qui appartienne à un animal de ce groupe. Par contre une récolte récente, faite également à Chalán par J. Rivera, m'a fourni une *M.* d'un Mégathéridé (V. 2974) dont les diamètres antéro-postérieur et transversal sont 33 et 30,6. Cet exemplaire nous permet d'inclure la famille avec certitude dans la faune puninienne.

Enfin un *Megatherium* sp. (« schlecht erhaltene, unbestimmbare Reste ») figure dans la liste des fossiles du río Chiche (gis. 17, Chichéen) donnée par F. Spillmann [1938, p. 377]. Rien n'a été retrouvé ni dans les collections de cet auteur, ni à l'Université, qui permette d'étayer cette indication.

On voit donc combien pauvres sont les vestiges de cette famille trouvés dans la région andine équatorienne. Je n'oserais même pas tenter une détermination générique sur d'aussi faibles bases. Il n'est pas impossible qu'il s'agisse encore d'un *Eremotherium*. Mais, étant donné que j'ai observé l'existence d'un vrai *Megatherium* de taille réduite dans les Andes du S. du Pérou, il se pourrait qu'une meilleure connaissance de la forme andine équatorienne conduise à la rapprocher de ce dernier plutôt que des animaux contemporains de la zone tropicale.

Les Mégathéridés de la partie équatorienne du bassin amazonien

Il existe, dans le Cabinet de Zoologie de l'Université de Quito, une vertèbre caudale de grande taille, qui appartient à un Mégathéridé.

La pièce ne porte aucune indication de provenance. Mais, d'après W. Sauer, elle aurait été récoltée dans la région d'Archidona (gis. 40), dans l'*Oriente* équatorien. Cette pièce est également bien insuffisante pour qu'elle puisse être déterminée. Cependant sa provenance, en pleine région tropicale, rend très probable sa possible inclusion dans le genre *Eremotherium*, étant donné que celui-ci est jusqu'à présent le seul Mégathéridé qu'on connaisse dans la zone intertropicale américaine. Seules de nouvelles récoltes effectuées dans le bassin amazonien permettront de résoudre le problème.

Conclusion

On voit, par ce qui précède, que les Mégathéridés de l'Équateur, au moins ceux de la zone littorale, présentent des caractères spéciaux qui justifient leur inclusion dans un genre particulier, *Eremotherium*.

Durant le Pléistocène supérieur, ces animaux ont vécu principalement dans les régions basses du pays ; ils étaient surtout abondants sur la côte Pacifique. On ne peut rien dire encore de leur fréquence dans la partie amazonienne, qui est pratiquement inexplorée en ce qui concerne la paléontologie des Vertébrés. Par contre, les nombreuses fouilles effectuées dans la région interandine ne laissent aucun doute sur la rareté des représentants de cette famille en altitude, rareté qui contraste avec l'abondance des *Glossotherium* dans la même zone. Pour ma part, je considère que cette distribution particulière s'explique par les exigences écologiques d'*Eremotherium*, lequel apparaît comme un genre localisé en climat tropical, et se distingue en cela de *Megatherium*.

Le genre *Eremotherium*, bien que voisin de *Megatherium*, ne peut en être un parent immédiat, en tout cas pas un descendant. En effet, il conserve divers caractères primitifs : allongement relatif du museau ; faiblesse de l'apophyse postorbitaire du frontal ; mandibule peu développée verticalement dans la région alvéolaire ; symphyse mandibulaire peu étendue vers l'arrière ; branche montante de la mandibule oblique ; large articulation du métacarpien V avec l'unciforme ; trochanter du fémur non rejeté en arrière ; facette rotulienne étendue médialement ; etc... Je ne serais pas surpris que le genre considéré dérivât, indépendamment de *Megatherium*, de formes pliocènes, comme *Plesiomegatherium* avec lequel diverses analogies ont été relevées au cours de cette description ; ou peut-être de formes encore inconnues qui auraient vécu dans la zone intertropicale à la fin du Tertiaire.

La connaissance du genre *Eremotherium* est encore incomplète. Sa diagnose elle-même ne peut-être considérée comme définitive, car il est encore impossible de décider si certains caractères ont une valeur spécifique ou générique. De toute façon, un bon nombre d'entre eux, que j'ai pu contrôler dans tout le matériel intertropical connu, ne peuvent laisser de doutes sur la validité du genre.

Les difficultés d'étude du groupe proviennent surtout du fait que nous ne disposons pas de descriptions détaillées des fossiles brésiliens et colombiens, et que l'espèce vénézuélienne elle-même n'est encore qu'incomplètement connue. Ce n'est que lorsque ces nécessités auront été remplies qu'il sera possible de proposer des diagnoses spécifiques. Dès maintenant je puis dire cependant que *E. elenense* se sépare franchement des autres formes par sa taille réduite. Mais en outre, l'examen que j'ai pu faire des grandes espèces me convainc que plusieurs divisions y sont représentées, qui ont au moins la valeur de sous-espèces. Il s'agit probablement d'une diversification géographique d'un même ensemble. C'est la raison pour laquelle j'ai conservé un nom particulier, *E. carolinense*, à la forme équatorienne, jusqu'à présent la mieux connue du genre. La validité de celle-ci, qui me paraît hautement probable, devra être reconsidérée quand nous pourrons la comparer en détail avec les autres *Eremotherium* intertropicaux.

De nouvelles études seront nécessaires pour établir les relations possibles entre *Eremotherium* et les Mégathéridés centre- et nord-américains. Ceux-ci ne sont encore connus que par un matériel trop pauvre pour qu'on puisse les classer avec sécurité. Mais on ne doit pas oublier que le peuplement de l'Amérique du Nord, en ce qui concerne le groupe considéré, a dû s'effectuer à travers la zone intertropicale, où les vrais *Megatherium* paraissent inconnus.

Enfin, il n'est pas exclu que certaines formes australes s'apparentent davantage avec *Eremotherium* qu'avec *Megatherium*. En effet, s'il est prouvé que *M. americanum*, *M. tarijense*, *M. Lundi* et très probablement *M. Parodii* appartiennent au genre de Cuvier, par contre nos informations actuelles sont encore trop insuffisantes en ce qui concerne les autres espèces. En particulier, reste pendante la question de *Paramegatherium Nazarrei*, qui pourrait représenter un rameau particulier, peut-être plus proche d'*Eremotherium* que de *Megatherium*.

C. MYLODONTIDAE, MYLODONTINAE

Divisions génériques et subgénériques des Mylodontinés pléistocènes.

Dans les Mylodontidés, la sous-famille des Mylodontinés est connue avec certitude, en Amérique du Sud, depuis le Miocène inférieur jusqu'au Pléistocène, et peut-être même jusqu'à une époque plus récente comme semblent en témoigner les restes trouvés dans les cavernes Ultima Esperanza (S du Chili). On y rattache en outre le genre *Octodontherium* AMEGHINO 1895, de l'Oligocène, mais sa position systématique est encore douteuse. On trouve ensuite, dans les dépôts de la seconde moitié du Tertiaire, une longue liste de genres, proprement sud-américains, sur lesquels il n'y a pas lieu de nous étendre ici. Au Pléistocène, le groupe s'étend également en Amérique du Nord, où il a déjà été signalé par R. Owen dès 1840.

Nous ne considérerons ici que les formes pléistocènes. Leur classification est un problème délicat et discuté, non seulement en ce qui concerne la séparation des espèces, mais même au sujet des coupures génériques.

Parmi les genres créés, *Mylodon* OWEN 1840 (= *Grypotherium* REINHARDT 1879) est un des mieux individualisés. Je rappellerai que l'acception actuelle de ce genre est bien différente de celle que lui attribuaient les auteurs classiques. En effet, L. Kraglievich [1928 b], reprenant une indication de F. Ameghino [1900], a démontré que le génotype authentique de *Mylodon* est *M. Darwini* OWEN 1840 et non *M. Harlani* OWEN 1840 comme on l'a longtemps admis. Or, ces deux espèces sont profondément différentes et ne peuvent être maintenues dans le même genre. Il s'ensuit que le nom de *Mylodon* s'applique à *M. Darwini* et aux formes affines, mais qu'on ne peut le conserver pour les Gravigrades nord-américains du groupe de *M. Harlani*, ni pour ceux de l'Amérique du Sud, qui s'apparentent à *M. robustus* OWEN 1842. Les vrais *Mylodon* ont surtout vécu dans le Pampéen de l'Argentine et de l'Uruguay. Ils se caractérisent principalement par la présence d'un arc osseux complet qui réunit en avant les nasaux aux pré-maxillaires ; de plus le crâne est allongé et étroit ; les os nasaux sont très longs, forment un relief dans leur partie moyenne (peut-être est-ce l'indice d'une protubérance cutanée ?) et se projettent fortement en avant, au-dessus de la cavité nasale ; enfin la dentition supérieure est réduite à 4 dents au lieu de 5, par disparition de la dent antérieure. On y rattache aujourd'hui le genre *Neomylodon* AMEGHINO 1898, créé pour les subfossiles du Sud du Chili.

On peut également définir facilement le genre sud-américain *Lestodon* Gervais 1855, dont le génotype est *L. armatus* Gervais du Pléistocène ancien de Tarija (Bolivie). C'est une forme particulièrement robuste, qui se distingue des suivantes principalement par la différenciation de la première molaire : celle-ci se présente sous la forme d'une caniniforme remarquablement puissante, décalée vers l'extérieur, et séparée des autres dents par un long diastème.

Les autres formes, que l'on connaît en Amérique du Nord et du Sud, constituent un ensemble assez homogène dans lequel des divisions génériques sont difficiles à préciser. Elles ont donné lieu à de longs débats sans qu'une solution définitive se dégage. A mon sens, il est préférable de les inclure dans un grand genre unique. Celui-ci, qui groupe les espèces apparentées à *M. robustus*, a été longtemps désigné à tort, par suite de la confusion entre les génotypes, comme *Mylodon* ou plus exactement *Mylodon s. l.* En 1904, Ameghino a proposé l'appellation de *Eumylodon* pour les formes australes. Mais le véritable nom de celles-ci — et par conséquent de l'ensemble si l'on admet la position adoptée ici — est *Glossotherium* OWEN 1840. Malheureusement le génotype en est mal défini : il s'agit d'un fragment postérieur de crâne, récolté par Ch. Darwin dans l'arroyo Sarandí (Uruguay). La pièce, sur laquelle R. Owen a fondé le genre, n'a pas reçu originellement

de désignation spécifique. En 1928, L. Kraglievich lui attribue le nom de *Gl. uruguayensis*, mais sans préciser ses caractères différentiels. A. Cabrera [1936] la range dans l'espèce *Gl. Lettsomi* (OWEN in Gervais et Ameghino [1880]), surtout à cause de sa provenance géographique. Mais il est évident que son interprétation exacte restera longtemps discutable. C'est là pourtant un problème de la plus haute importance, si l'on veut un jour introduire des coupures subgénériques dans les formes australes du genre.

L'unité générique de cet ensemble n'est cependant pas classiquement acceptée. La majorité des auteurs modernes, y compris des autorités comme G. G. Simpson [1945], distinguent les formes nord-américaines sous le nom de *Paramylodon* et réservent celui de *Glossotherium* pour les sud-américaines.

Paramylodon BROWN 1903 (= *Orycterotherium* HARLAN 1841 nec BRONN 1838) a été fondé sur l'espèce *nebrascensis* BROWN 1903 et caractérisé par la disparition de la première dent supérieure ; pour le reste, *nebrascensis* est très semblable à *Harlani* OWEN 1840, l'espèce commune de l'Amérique du Nord. Mais Ch. Stock [1925] a montré que, si effectivement le type de *Harlani* présente 5 dents supérieures, de nombreux individus de la même espèce en possèdent seulement 4, soit d'un seul côté, soit des deux à la fois, l'ensemble des exemplaires formant une gradation. Il n'y a donc aucune raison pour séparer *nebrascensis* comme une espèce distincte. Il en résulte aussi que le genre *Paramylodon* est beaucoup moins défini qu'on ne l'avait cru d'abord. Il est certainement préférable de l'admettre comme un simple sous-genre de *Glossotherium*, localisé en Amérique du Nord, et caractérisé par la tendance à la réduction ou à la disparition de la première molaire supérieure, par l'allongement et l'étroitesse relative de la tête osseuse (allongement différent de celui de *Myiodon*, car ici les nasaux restent courts) et par la faible dilatation du museau. On peut traduire ces diverses caractéristiques sous forme d'indices biométriques, comme l'a tenté L. Kraglievich [1922] ; on peut y ajouter quelques particularités du squelette, mises en évidence par Ch. Stock [1925], qui séparent les *Glossotherium* nord-américains de ceux du Sud.

On a aussi proposé des coupures génériques dans les formes sud-américaines du même groupe. C'est ainsi que certains auteurs, suivant en cela H. Gervais et F. Ameghino [1880], ont accepté le genre *Pseudolestodon* fondé sur l'espèce *Ps. myloides* [P. Gervais, 1855]. Ce genre a été distingué des autres Mylodontes (*Glossotherium*) par la forme et la puissance des caniniformes et par la divergence des séries dentaires supérieures ; L. Kraglievich a considéré également l'étroitesse relative du crâne, principalement dans la région postorbitaire et dans la partie prézygomatique. A. Cabrera [1936] a fait de ces arguments une critique serrée et a démontré la fragilité des critères invoqués pour séparer le genre : c'est au point que, selon le dernier auteur, divers exemplaires de la même espèce ont été classés dans des genres distincts par les spécialistes. A. Cabrera conclut que *Pseudolestodon* ne peut être maintenu comme genre ni même comme sous-genre. En 1948, j'ai montré que l'étude du matériel équatorien parle dans le même sens : on y observe, en effet, une espèce andine chez laquelle les séries dentaires sont particulièrement divergentes, tandis que les caniniformes sont exceptionnellement faibles et que l'aspect d'ensemble est celui de *Gl. robustum* ; par contre une espèce littorale, à côté de caractères indéniables de *Pseudolestodon*, montre des séries dentaires peu divergentes.

Personnellement je souscris donc aux conclusions précédentes, au moins en ce qui concerne le matériel austral. En d'autres termes, l'état actuel de nos connaissances ne permet pas d'établir des coupures génériques ou subgénériques parmi les espèces du groupe qui ont vécu en

1. R. Parodi Bustos m'a fait savoir qu'il maintient le genre *Pseudolestodon*. Mais je n'ai pu obtenir les références des travaux où il aurait revalidé ce genre.

Uruguay, Argentine et Bolivie ; il faudrait même sans doute y adjoindre diverses formes de la zone intertropicale, mais non toutes. Cet ensemble entre dans le genre *Glossotherium* et y constitue le sous-genre du même nom.

Par contre, une espèce du même groupe, qui a vécu dans les Andes équatoriennes au Pléistocène supérieur, mérite d'être séparée au moins comme sous-genre. Il est vraisemblable qu'elle corresponde à *Callistrophus priscus* WAGNER 1860, mais ce nom est un *nomen nudum* qu'aucune étude postérieure du matériel original n'a rendu acceptable. L'espèce en question a été nommée « *Myloodon* » Wegneri SPILLMANN 1931, nom basé sur deux cotypes immatures et sur une description originale très insuffisante. J'ai de mon côté fait connaître [R. Hoffstetter, 1948 c, 1949 a], un matériel nouveau, en particulier deux crânes presque complets, qui mettent en évidence des caractères très spéciaux. Le plus important concerne la présence d'un os internasal qui surplombe la cavité nasale, mais sans se prolonger jusqu'aux prémaxillaires, à la différence de ce qu'on observe chez *Myloodon*. Le crâne est d'ailleurs fort différent de celui de ce dernier genre : le museau est très dilaté, à la fois verticalement et transversalement, et ce caractère est même plus accusé que chez aucun autre *Glossotherium* s. l. ; corrélativement les séries dentaires supérieures, formées de 5 dents, sont très divergentes vers l'avant. C'est sur ces bases que j'ai fondé en 1949 le sous-genre *Oreomyloodon*. Ses particularités sont telles que bien des auteurs n'auraient pas hésité à l'élever au rang de genre, lequel serait au moins aussi légitime que *Paramyloodon*. Cependant on doit reconnaître que, par la morphologie générale du crâne et par les détails des os du tronc et des membres, les *Glossotherium* et *Oreomyloodon* sud-américains, et les *Paramyloodon* nord-américains présentent des affinités étroites. Certains éléments du squelette sont même pratiquement identiques. Il est donc préférable, et en tout cas commode, de considérer ces trois coupures comme des sous-genres de *Glossotherium* s. l. De sorte que je proposerai pour ce groupe la classification suivante :

Genre *Glossotherium* OWEN 1840.

GÉNOTYPE : *Glossotherium* sp. OWEN 1840 = *Glossotherium uruguayensis* KRAGLIEVICH 1928, qui, selon A. Cabrera [1936], serait synonyme de *Gl. Lettsomi* (OWEN in GERV. et AMEGH. [1880]).

* Un élément osseux internasal.

— Museau fortement dilaté ; séries dentaires supérieures formées de 5 dents et fortement divergentes. s. g. *Oreomyloodon* HOFFSTETTER 1949

SUBGÉNOTYPE : « *Myloodon* » Wegneri SPILLM. 1931.

* Pas d'élément osseux internasal.

— Museau étroit ; crâne allongé ; tendance à la réduction ou à la disparition de la 1^{re} dent supérieure.

Habitat : Amérique du Nord..... s. g. *Paramyloodon* BROWN 1903

SUBGÉNOTYPE : *P. nebrascensis* BROWN 1903 qui, selon Ch. Stock [1925] serait synonyme de *Harlani* OWEN 1840.

— Museau plus ou moins dilaté ; crâne moins allongé ; toujours 5 dents supérieures.

Habitat : Amérique du Sud..... s. g. *Glossotherium* OWEN 1840

SUBGÉNOTYPE : celui du genre.

Des trois genres reconnus ici parmi les Mylodontinés pléistocènes, seul *Glossotherium* est représenté dans les fossiles équatoriens, où l'on distingue deux sous-genres. Bien que je n'en connaisse pas de crâne complet, je place dans le sous-genre *Glossotherium* les espèces qui ont vécu dans la zone littorale, à cause de leurs évidentes affinités avec certaines formes australes. Mais il faudra peut-être reviser la classification provisoire de ces types tropicaux lorsqu'on les connaîtra plus complètement. Au contraire, les gisements du couloir interandin n'ont fourni jusqu'ici que des représentants du sous-genre *Oreomyodon*, lequel paraît avoir été une forme de montagne, adaptée aux grandes altitudes.

Glossotherium (Glossotherium) tropicorum sp. nov.

Fig.-texte 16 D, E, F et Pl. II, fig. 4, 5, 5 a, 6.

= *Myodon* sp. BRANCO [1883, p. 20].

= *Glossotherium* aff. *Lelssomi* (OWEN). R. Hoffstetter [1948c, p. 29-33, pl. V-VI].

MATÉRIEL. — *Holotype* : Un maxillaire gauche, un peu incomplet postérieurement, avec les 4 dents antérieures en place, figuré en 1948 [Hoffstetter, 1948c, pl. V, fig. A et pl. VI, fig. A] et ici Pl. II, fig. 5, 5 a et fig. 16 E du texte, EPN, V. 1230, coll. R. Hoffstetter.

Paratypes : Une branche mandibulaire droite, incomplète, avec les 4 dents dont 2 détériorées, figurée en 1948 [Hoffstetter, 1948c, pl. V, fig. B et pl. VI, fig. B] et ici Pl. II, fig. 6 et fig. 16 F du texte, EPN, V. 1229, coll. F. Spillmann.

M², M³, M⁴, M⁵ gauches (fig. 16 D du texte) et M², M³ droites d'un même individu, EPN, V. 1220, coll. Hoffstetter.

Une caniniforme supérieure, EPN, V. 1228 ; coll. R. Hoffstetter.

Une caniniforme inférieure droite, figurée en 1948 [Hoffstetter, 1948c, pl. VI, fig. C] et ici Pl. II, fig. 4, EPN, V. 1226, coll. R. Hoffstetter.

Matériel rapporté à la même espèce : Quelques dents isolées, un fragment proximal de cubitus, un fragment d'omoplate et peut-être quelques phalanges.

GISEMENT ET NIVEAU GÉOLOGIQUE. — Tous ces restes proviennent du gisement de La Carolina (34), dans la péninsule de Santa Elena et appartiennent au Pléistocène supérieur (Carolinien).

HISTORIQUE. — Les premiers restes de Mylodontinés de l'Équateur ont été signalés par W. Branco [1883, p. 20]. Il s'agit de quelques pièces : une demi-mandibule, deux fémurs et trois tibias, trouvés dans la région de Santa Lucía (gis. 37), dans le bassin de Río Daule. Elles n'ont été ni figurées ni décrites; W. Branco leur reconnaît simplement de grandes analogies avec « *Myodon* » *robustus*, malgré quelques petites différences dans la morphologie du tibia. Il juge prudent de se limiter à les désigner comme *Myodon* sp. Il est donc impossible de se faire une opinion précise à leur sujet. Des topotypes permettraient sans doute d'aboutir à une interprétation correcte; mais je ne connais de ce même gisement qu'une vertèbre caudale de Mylodontiné (Faculté des Sciences de Guayaquil), qui ne permet pas même une détermination approximative. Cependant, la provenance de ces pièces, en pleine zone tropicale, rend très improbable leur identité avec l'espèce argentine ou même avec celle des Andes équatoriennes que je n'ai trouvée qu'en altitude. Par contre, il est très vraisemblable que l'espèce observée par W. Branco soit la même que celle qui vivait, à quelque 100 km plus à l'W, dans la péninsule de Santa Elena, où les conditions climatiques et écologiques devaient être, pendant le Pléistocène, très analogues. Il sera intéressant de confirmer ce point par la visite des gisements du río Daule, car les restes de cet animal paraissent y avoir été assez abondants, si l'on en juge par la récolte observée par Branco, tandis qu'ils sont plutôt rares dans la zone de La Carolina.

C'est en effet de La Carolina (gis. 34) que proviennent les quelques pièces énumérées plus haut, et dont la plus grande partie a été récoltée par moi-même. Il ne figurait dans la collection Spillmann, pourtant assez riche en ce qui concerne ce gisement, qu'une branche mandibulaire et quelques dents, qui n'avaient reçu aucune détermination. La brièveté de cette liste souligne la rareté relative de l'espèce dans la péninsule de Santa Elena. Cependant le type et les paratypes permettent une étude incomplète, mais sérieuse.

J'ai donné des deux pièces principales quelques figures et une brève description en 1948. Je concluais que, malgré de petites différences, l'espèce s'apparentait de près à *Glossotherium Lettsomi* (OWEN in Gervais et Ameghino [1880]) dont le type a été figuré pour la première fois par R. Lydekker [1887, fig. 20, p. 109] et j'ai en conséquence désigné le fossile de La Carolina comme *Glossotherium* aff. *Lettsomi* (OWEN). J'ai depuis visité les collections du Musée de La Plata et je suis à présent convaincu que la forme équatorienne est distincte des échantillons qui y ont été rapportés à *Gl. Lettsomi*. Il faut d'ailleurs tenir compte des provenances fort différentes. Il est peu probable *a priori* que des animaux qui vivaient les uns dans la Pampa argentine et uruguayenne, les autres sur la côte Pacifique de l'Équateur, en climat tropical, puissent être co-spécifiques. Je crois donc préférable de proposer un nom nouveau pour l'espèce équatorienne : *Glossotherium tropicorum* nov. sp. Ses analogies avec le type uruguayen me conduisent à la classer dans le sous-genre *Glossotherium*.

CLASSIFICATION DES *GLOSSOTHERIUM* s. s. — Les opinions divergent beaucoup en ce qui concerne la séparation des espèces de *Glossotherium* s. s. Deux tendances s'opposent à ce sujet. Certains auteurs, entre autres L. Kraglievich, tendent à multiplier les divisions et en arrivent pratiquement à considérer presque chaque exemplaire comme une espèce ou une sous-espèce distincte. D'autres, spécialement R. Lydekker, réunissent les formes sous une rubrique plus ample, laissant un large champ pour les possibles variations individuelles et différences sexuelles ; de sorte que le dernier auteur [1894] ne reconnaît qu'une espèce dans l'énorme matériel pampéen susceptible d'entrer dans le genre *Glossotherium* tel qu'il est conçu ici.

A. Cabrera [1936] adopte une position intermédiaire. Pour lui, dans la série des *Glossotherium* pampéens et boliviens, on peut d'abord séparer *Gl. Wieneri* (GERVAIS et AMEGHINO), qui se singularise par ses séries dentaires presque parallèles ; ... encore admet-il qu'il pourrait s'agir d'un *robustum* anormal. En ce qui concerne les autres exemplaires, on observe selon le même auteur, depuis le type de *Gl. robustum* (OWEN 1842) jusqu'à celui de *Pseudolestodon tarijensis* AMEGHINO 1902, toute une gradation irrégulière ; et l'on peut y constituer des séries qui diffèrent selon le caractère biométrique considéré.

Finalement A. Cabrera propose de distinguer deux ensembles selon l'allongement relatif du museau. Dans le premier, auquel il attribue le nom de *Gl. Lettsomi* (OWEN), la longueur rostrale (du bord antérieur de l'orbite au bord antérieur du maxillaire) est égale ou un peu supérieure à la constriction postorbitaire ; dans le second, nommé *Gl. robustum* (OWEN), la première dimension est toujours inférieure à la seconde. Si par ailleurs nous considérons les divers indices craniométriques, nous observons un chevauchement entre les deux groupes ; tout au plus peut-on définir des tendances. La plus claire concerne l'indice céphalique¹ qui est plus élevé chez *robustum*. En ce qui concerne les autres, on remarque que les valeurs les plus fortes des indices rostral, mastoïde et palatin s'observent chez *robustum* ; au contraire, l'indice facio-céphalique atteint les chiffres les plus élevés chez *Lettsomi*.

Pour ma part, j'ai déjà dit que, sans mépriser l'aide que peuvent offrir les indices biométriques, je crois qu'on leur a donné une importance exclusive qu'ils ne méritent pas. Bien entendu, je ne prétends pas proposer ici un nouveau critère plus adéquat ; une telle entreprise nécessiterait l'examen détaillé des diverses pièces conservées en Argentine, en France, en Angleterre, etc. et peut-être le matériel connu jusqu'à présent est-il encore insuffisant pour qu'on en puisse tirer des conclusions définitives. Cependant, j'avoue ma préférence pour des caractères morphologiques bien définis. Par exemple la principale différence que j'observe entre les types de *robustum* et de *Lettsomi* concerne la forme du maxillaire au niveau de la 1^{re} dent. Dans la première espèce, le maxillaire forme une lame qui s'étend vers l'avant et se renfle vers l'extérieur pour limiter latéralement la cavité nasale (nous retrouverons le même caractère, encore exagéré, chez le sous-genre *Oreomyodon*). Par contre chez *Lettsomi* (comme aussi chez *tropicorum*), le maxillaire épouse

1. Cet indice et les suivants sont définis plus loin, p. 88.

étroitement la forme de la 1^{re} dent; corrélativement l'échancrure latérale que porte le maxillaire sur son bord buccal antérieur, est placée beaucoup plus en arrière, près du bord interne de la dent. Or, autant qu'on en puisse juger par les figures, le type de *Gl. robustum cylindricum* KRAGLIEVICH (figuré par R. Lydekker [1894, pl. 49, fig. 2] et considéré par l'auteur anglais comme une femelle de *Gl. robustum*) appartient à la première catégorie. Il en résulte que je ne puis accepter, comme le propose A. Cabrera, de considérer comme synonymes *Gl. Lettsomi* et *Gl. r. cylindricum*. Ce n'est là qu'un exemple qui montre combien est encore discutable la solution simple, et partant sympathique, proposée par l'éminent paléontologiste argentin. Je crois qu'une nouvelle revision du groupe est nécessaire, sur la base d'un matériel très abondant. J'ai appris que R. Parodi Bustos l'a entreprise. C'est avec intérêt que nous attendons ses conclusions, car la connaissance précise des espèces pampéennes est une base nécessaire pour tenter d'interpréter les formes qui ont vécu dans d'autres régions.

DESCRIPTION de *Gl. (Gl.) tropicorum* sp. nov. — Le maxillaire et la mandibule, bien que récoltés séparément, concordent assez bien par leur taille, et le premier correspond pratiquement aux dimensions du type de *Gl. Lettsomi* (in R. Lydekker [1887, fig. 20, p. 119]). Ils indiquent donc une espèce notablement plus forte que celle qui a vécu dans les Andes équatoriennes à la même époque.

Le MAXILLAIRE (Pl II, fig. 5, 5a) est dans un excellent état de conservation, mais il est un peu incomplet. Les 4 premières dents sont en place; l'os est brisé en arrière, au niveau de l'alvéole de la dernière molaire.

On observera d'abord que le palais, comme chez *Gl. Lettsomi*, est étroit et convexe, spécialement au niveau des 3^e et 4^e dents. Dans notre espèce, les dents sont beaucoup moins divergentes que chez la forme uruguayenne; la distance entre les premiers alvéoles (M^1)¹ atteint $43 \times 2 = 86$ mm; celle qui sépare les derniers (M^5), $26,5 \times 2 = 53$ mm; ces deux chiffres donnent un rapport de 1,6. Les valeurs correspondantes du type de *Gl. Lettsomi*, mesurées sur la figure, sont 102 et 44, avec un rapport de 2,3.

En avant, chaque maxillaire se prolonge par une longue pointe triangulaire horizontale; elle sépare l'échancrure médiane — ici particulièrement profonde — qui reçoit le processus palatin du prémaxillaire, et l'échancrure latérale qui, ici comme chez *Lettsomi*, se place près du flanc interne de la première dent et non en avant de celle-ci comme chez *robustum*.

Un caractère important est la forme du maxillaire dans la région de la dent caniniforme. L'os forme une gaine autour de celle-ci, sur laquelle il se moule: il ne se développe pas en une lame étendue antérieurement et latéralement, telle qu'on l'observe chez *Gl. (O.) Wegneri* ou chez *Gl. (Gl.) robustum*. C'est là un caractère qui place notre fossile auprès de *Gl. (Gl.) Lettsomi* et de diverses formes classées par les auteurs dans le genre « *Pseudolestodon* ».

Latéralement, on observe le canal infraorbitaire placé sous le processus zygomatique du maxillaire, au niveau de M^4 .

La dentition supérieure (Pl. II, fig. 5 a et fig. 16 D, E du texte) comprend 5 dents bien développées. Les deux premières ont un fût courbé, et contrastent avec la forme peu incurvée des suivantes.

La caniniforme M^1 a perdu dans le type sa pointe antérieure, mais on y observe cependant la partie postérieure de la surface masticatrice, laquelle présente une usure très oblique de haut en bas et d'arrière en avant. La dent montre un flanc interne assez aplati, tandis que l'externe est bien convexe. Elle mesure 24×14 comme diamètres longitudinal et transversal. Une dent homologue isolée n'atteint que $20 \times 13,6$ pour les mêmes dimensions.

M^2 est assez particulière quand on la compare à celle des autres *Glossotherium*. Elle a une section elliptique très étroite transversalement et sa surface d'usure est concave dans le sens longitudinal, c'est-à-dire que la dent forme un bec en avant et en arrière. Ces deux caractères se retrouvent dans les exemplaires isolés et

1. Je désignerai, comme de coutume, les dents de ces animaux comme des molaires, sans prétendre que ce mot ait la même signification que dans les autres ordres de Mammifères.

paraissent donc constants. Le type mesure 24×11 comme diamètres perpendiculaires. Deux autres échantillons accusent $23 \times 10,5$ et $27,2 \times 14,7$.

La section de M^3 dessine grossièrement un V à échancrure placée sur le flanc interne ; il existe en outre un sillon moins accusé sur la face postéro-externe. Ses dimensions sont assez variables. Dans le type, la dent mesure 27,3 comme dimension antéro-postérieure, 28 comme plus grand diamètre (antéro-externe-postéro-interne), 21,5 comme largeur. Un autre exemplaire n'accuse que 21,7, 24,2 et 18,2 pour les mêmes dimensions.

M^4 est assez aplatie antéro-postérieurement et présente un sillon bien marqué sur son flanc interne. L'exemplaire type mesure 28 comme plus grand diamètre (oblique) et 19 comme dimension antéro-postérieure. Un autre échantillon répond à 25,2 et 17,4 pour les dimensions correspondantes.

M^5 manque dans l'exemplaire type. Un échantillon plus petit (V. 1220, fig. 16 D) montre pour cette dent la forme classique bilobée des *Glossotherium*, mais avec un étranglement particulièrement marqué entre les deux lobes ; cette pièce mesure 27 de plus grand diamètre (oblique), 20,4 de largeur oblique du lobe antérieur et 12,5 de largeur du lobe postérieur.

La série des 4 alvéoles antérieurs est pratiquement rectiligne et mesure 130 mm de longueur, contre 138 pour le type de *Gl. Lettsomi*.

La MANDIBULE (Pl. II, fig. 6), [Hoffstetter, 1948 c, Pl. V-VI] n'est connue que dans sa partie moyenne. Elle est puissante. Sa forme générale rappelle davantage celle de *Paramylodon* que celle des *Glossotherium* de la région australe. On note, en effet, que la branche mandibulaire est convexe vers le bas dans la région alvéolaire et que sa hauteur diminue progressivement dans la région antérieure, ce qui indique sans doute une symphyse plutôt allongée ; de plus le bord alvéolaire s'incurve assez brusquement vers l'intérieur en avant de la première dent. On observe comme de coutume sur le flanc externe un orifice postéro-externe du canal dentaire, sous la base antérieure du processus coronoïde ; en avant il existe deux foramens mentonniers.

La hauteur de la pièce, mesurée perpendiculairement au plan formé par le bord des alvéoles, atteint 90 mm au niveau du lobe postérieur de M_4 , 78 mm entre M_2 et M_3 et 75 mm au-dessous de M_1 .

La série dentaire mesure 153 mm de longueur. Les dents (fig. 16 F) sont fortes et serrées. Dans l'ensemble elles ont une forme assez semblable à celle des molaires de l'exemplaire de « *Pseudolestodon* » *myloides* figuré par F. Ameghino [1889, pl. 45, fig. 5 a], mais elles atteignent des dimensions plus fortes.

La caniniforme (M_1) est légèrement décalée vers l'extérieur, occasionnant une saillie du bord alvéolaire externe. Elle est brisée dans la mandibule V. 1229, où sa section montre un flanc interne aplati et un bord externe convexe, avec, comme diamètres perpendiculaires, 29×17 . Une pièce isolée et bien conservée (V. 1226) est un peu plus petite et accuse 23×16 ; son fût n'est que peu incurvé ; sa surface d'usure est très oblique vers l'avant et vers le bas (Pl. II, fig. 4).

M_2 est plus comprimée dans le sens antéro-interne-postéro-externe que chez la généralité des *Glossotherium*. Elle mesure 30 mm de plus grand diamètre (oblique) et 23 de diamètre perpendiculaire (mesuré sur le flanc antéro-externe).

M_3 est également comprimée dans le même sens, mais c'est là un caractère assez général chez les *Glossotherium*. Ses diamètres, mesurés comme précédemment, sont 34 et 20.

M_4 est formée comme de coutume par deux lobes obliques réunis par un isthme. Ici cet isthme est particulièrement allongé et il dessine sur son flanc externe une ébauche de lobule que l'on observe aussi chez divers exemplaires argentins considérés comme des « *Pseudolestodon* » par F. Ameghino [1889, pl. 49, fig 4 et 5 a]). La dent atteint 60 mm de longueur maxima (antéro-externe-postéro-interne) : le plus grand diamètre (oblique) du lobe antérieur mesure 32 et celui du lobe postérieur 25.

Je rapporte à la même espèce une partie proximale de cubitus incomplètement adulte, car l'épiphyse olécranienne n'est pas encore soudée. Cependant, à cet âge, la cavité sigmoïde est déjà aussi importante que chez le plus grand cubitus connu de *Gl. (O.) Wegneri* de la Sierra. Morphologiquement, les os des deux espèces sont assez comparables. On note cependant, chez celui de la côte, une apophyse coronoïde relativement plus saillante et plus étroite, et corrélativement l'articulation pour la trochlée humérale est également moins large.

Ce sont là les seuls éléments qui appartiennent à peu près certainement à l'espèce considérée.

Il est toutefois assez probable qu'on puisse également lui rapporter un fragment d'omoplate et quelques phalanges.

En résumé, *Gl. tropicorum* appartient au groupe de *Gl. Lettsomi*. Mais il s'en distingue spécifiquement par son habitat tropical, par ses séries dentaires moins divergentes et par des détails morphologiques de ses dents. Il est probable que la connaissance plus complète de son squelette mettrait en évidence d'autres caractères différentiels.

Glossotherium (? *Glossotherium*) sp.

Fig.-texte 16 G et Pl. II, fig. 3.

= *Glossotherium* sp. A. HOFFSTETTER [1948c, p. 33].

Parmi les quelques pièces récoltées par F. Spillmann dans l'île de Puná, j'ai observé une arrièremolaire inférieure gauche, encore adhérente à un morceau de mandibule (Pl. II, fig. 3 et fig. 16 G du texte). La dent mesure 51 mm de longueur oblique maxima. Le lobe antérieur atteint 28,3 mm sur son grand axe.

Il s'agit certainement d'un *Glossotherium* mais la pièce a un style assez différent de celui de *Gl. tropicorum*; elle est plus voisine de celle de *Gl. (Gl.) robustum* ou de *Gl. (O.) Wegneri*, mais avec une taille plus forte. La différence avec la première espèce (et aussi avec le groupe *myloides*) s'observe dans l'isthme moins allongé (plus cependant que chez *Wegneri*), dans l'absence d'ébauche d'un lobule externe sur le même isthme, dans le lobe postérieur moins individualisé du côté interne et plus largement arrondi du côté externe, etc...

Il ne semble donc pas qu'on ait affaire à l'espèce qui a vécu dans la péninsule de Santa Elena, malgré les variations individuelles que celle-ci a dû présenter et qui ne sont pas encore précisées. Il est cependant impossible de prétendre à une détermination de cette dent isolée. Je conclurai donc simplement qu'une espèce de *Glossotherium*, apparemment distincte de *Gl. tropicorum*, a vécu dans l'île de Puná au cours du Pléistocène.

Glossotherium (*Oreomyodon*) *Wegneri* (SPILLMANN 1931).

Fig.-texte 14-25 et Pl. II, fig. 1, 1a, 1b, 2, 2a, 2b.

(?) = *Callistrophus priscus* WAGNER [1860] (*nomen nudum*).

= *Myiodon* sp. ETZOLD [1907, p. 533, fig. 119 c-d].

= *Myiodon* sp. CLAVERY [1925, p. 244-245].

= *Myiodon Wegneri* SPILLMANN [1931, p. 16-20, pl. 2*].

= *Myiodon robustus punini* SPILLMANN [1931, p. 20-21].

= Subfossile Mylodonten aus Alangasi, SPILLMANN [1931, p. 21-22].

= *Glossotherium Wegneri* (SPILLM.). Hoffstetter [1948c, p. 21-29, pl. I-IV].

= *Glossotherium* (*Oreomyodon*) *Wegneri* (SPILLM.). Hoffstetter [1949a, p. 65-95, fig. 1-9].

HISTORIQUE. — Les restes de *Glossotherium* sont assez communs dans les divers gisements de la Sierra équatorienne. Il est donc assez étrange que le groupe ait d'abord échappé aux recherches des premiers investigateurs. En effet ni W. Branco, ni T. Wolf n'en signalent la présence dans le couloir interandin.

En fait, la première pièce de Gravirade trouvée dans cette région a été récoltée par M. Wagner au pied du Chimborazo, dans le Páramo de Sisgún (gis. 27). Il s'agit d'un humérus auquel A. Wagner [1860, p. 332-335] a attribué le nom de *Callistrophus priscus* gen. et sp. nov. A. Wagner en donne les dimensions; il ajoute que la pièce concorde, par sa forme générale, avec celle de « *Myiodon* » (c'est-à-dire *Glossotherium*) et qu'elle diffère de *Scelidothierium* par l'absence de perforation entépicondylienne; mais en l'absence de figure, l'interprétation en reste très délicate. K. Zittel, qui a certainement observé la pièce, la place avec réserve dans le genre « *Platyonyx* » (Handbuch, 1891-93, I, 4, p. 139; trad. Ch. Barrois, 1894, I, 4, p. 140), c'est-à-dire dans les Scélidothérinés dépourvus de perforation entépicondylienne. H. Winge [1915, p. 293], sur la base du même caractère, considère le nom de A. Wagner comme un possible synonyme de son *Scelidothierium* « *magnum* » (*nec* Bravard-Burmeister). Or on notera que jusqu'à présent aucun Scélidothériné n'a été rencontré dans le couloir

interandin de l'Équateur et que les Scélidothérinés sans perforation entépicondylienne ne sont encore connus que dans le Brésil oriental. Par ailleurs, *Glossotherium* possède un humérus de même style que *Scelidotherium* s. s., mais il est privé de foramen entépicondylien, tout comme les Scélidothérinés particuliers des cavernes du Brésil, auxquels a été comparé le fossile équatorien. Si enfin nous tenons compte du fait que Sigsún est le gisement type de l'« *Equus fossilis Andium* » de Wagner, fossile caractéristique de la faune puninienne, où *Glossotherium* (*Oreomyodon*) *Wegneri* représente le seul Mylodontidé connu, il est très probable que le nom de *Callistrophus priscus* s'applique à cette dernière espèce. Quoi qu'il en soit, il s'agit pratiquement d'un *nomen nudum* auquel on ne peut reconnaître une priorité sur les descriptions postérieures.

Une autre pièce a été recueillie par H. Meyer à Punín (gis. 30). M. Schlosser l'a observée et l'a déterminée comme un « scaphoïde gauche de *Myodon* sp. » C'est sous cette forme qu'elle est mentionnée par F. Etzold [1907, p. 503], qui donne en outre deux photographies de l'échantillon. Or il s'agit, d'après ces figures, d'un lunaire droit de *Glossotherium*, qui a toutes chances d'appartenir à *Wegneri*, la seule espèce du genre connue à Punín.

En 1925, E. Clavery, dans un court article publié dans *La Nature*, relate une découverte faite par les étudiants du collège des Jésuites de Cotocollao, et sommairement étudiée par le Père Jouanen. Il s'agit d'un crâne de 40 cm de long, d'une rotule et de quelques autres os trouvés au fond d'un ravin de Chitahuaico (gis. 11 b) au N de Quito, dans la cangahua, à 28 m de profondeur¹. Ces restes furent attribués au genre « *Myodon* ». Ils ont été déposés au Collège de Cotocollao. J'en ai retrouvé les débris en 1946, mêlés à d'autres pièces, et pratiquement inutilisables. Mais il s'agit bien d'un *Glossotherium*, et apparemment de l'espèce commune dans la Sierra équatorienne.

Dans son travail de 1931, F. Spillmann introduit de nouveaux noms sans paraître se trouver au courant des difficultés de la nomenclature du groupe, dont il ne semble connaître que « *Myodon robustus* ».

En premier lieu, il crée l'espèce *Myodon Wegneri* sur un matériel récolté en 1927 dans la quebrada de Chalan (gis. 30 b). Les types sont un maxillaire supérieur et une branche mandibulaire que je n'ai pas retrouvés dans les collections de l'auteur. Mais les illustrations suffisent pour indiquer qu'il s'agit d'animaux jeunes, comme le prouve par exemple la forme tronconique des dents, confirmée par les indications du texte. Ceci souligne singulièrement la fragilité de la création, étant donné que la principale caractéristique de la nouvelle espèce, selon son auteur, est qu'elle représente une forme naine. On peut s'étonner aussi de la nomenclature anatomique utilisée dans la description, où la première dent supérieure est nommée « incisive » alors qu'elle est portée par le maxillaire; où l'auteur parle de « Schmelzfalte » à propos de dents qui sont notoirement dépourvues d'email; où il signale un « foramen mentale » sous l'apophyse coronéide, alors qu'il s'agit de l'orifice postéro-externe du canal dentaire, dont la présence est classique dans ce groupe. En résumé il s'agit d'une espèce mal analysée et fondée sur un matériel défectueux. Cependant les lois de la nomenclature nous obligent à la conserver si elle se révèle réellement distincte de celles qui ont été décrites antérieurement. Et en fait, comme je l'ai déjà dit dans mes notes de 1948-1949, il semble que le nom spécifique créé par F. Spillmann doive s'appliquer à l'espèce particulière de *Glossotherium* qui seule est représentée dans la faune du 3^e Interglaciaire des Andes équatoriennes.

Dans la même publication, F. Spillmann fonde une nouvelle sous-espèce, *Myodon robustus punini*, sur un fragment de crâne du même gisement. La pièce a également disparu; mais il s'agit vraisemblablement de l'adulte de la forme précédente. De toute façon le nom de *punini* est pratiquement un *nomen nudum*, puisque le matériel type est perdu, qu'aucune figure n'a été publiée et qu'il n'est caractérisé que par son étroite ressemblance avec « *Myodon* » *robustus*, dont il ne différerait que par sa taille un peu plus faible, laquelle n'est d'ailleurs appuyée par aucun chiffre.

Enfin le même auteur signale des Mylodontes subfossiles, trouvés dans la région d'Alangasí « als Ueberreste einer Mahlzeit, zusammen mit Tonscherbenresten und Steinwaffen auf primärer Lagerstätte ». Nous reconnaissons ici l'idée chère à F. Spillmann, selon laquelle la région d'Alangasí aurait eu le privilège de voir survivre tous les grands animaux pléistocènes jusqu'à une époque subrécente. Je répète que cette affirmation demanderait une confirmation décisive que nous ne possédons pas encore. Les *Glossotherium* que j'ai trouvés personnellement à Alangasí appartiennent à la cangahua du 3^e Interglaciaire et ne peuvent se séparer spécifiquement de ceux de Punín. Les quelques restes qui subsistent dans la collection Spillmann sont bien fossilisés et ne se distinguent pas davantage de l'espèce courante puninienne.

En 1948, j'ai indiqué que, selon mes observations, tous les restes de *Glossotherium* jusqu'alors rencontrés

1. Ces mentions de profondeur concernent toujours la dénivellation entre le fond du ravin et les terrains avoisinants, mais non la puissance réelle des couches périclinales superposées au gisement.

dans la Sierra équatorienne appartenait à une seule espèce, laquelle devait par conséquent recevoir le premier nom spécifique qui ait été attribué à l'un de ses restes reconnaissables. En conséquence, si l'on admet que *Calistrophus priscus* A. WAGNER 1860 est un *nomen nudum*, il faut retenir *Gl. Wegneri* (SPILLMANN 1931). J'ai fait connaître en outre un crâne pratiquement complet que j'avais récolté quelque temps auparavant au S de la Cocha (gis. 20 d), près d'Alangasi, et je l'ai proposé comme néotype de l'espèce pour remplacer les originaux perdus ; notons que le même individu m'a fourni quelques autres éléments squelettiques, qui font également partie du néotype. C'est sur ce matériel qu'a été basée la première diagnose de l'espèce, qui l'a rendue valide en la distinguant des autres formes de *Glossotherium* jusqu'alors décrites.

En 1949, un nouveau crâne, trouvé par l'Abbé S. Haro à Valeltul (gis. 30 h), près de Punín, m'a permis de confirmer un caractère important : la présence d'un élément osseux internasal. J'en avais auparavant signalé la probable existence d'après l'étude du premier crâne. C'est sur ce caractère que j'ai fondé en 1949 le sous-genre *Oreomyodon*.

Dans la même note, j'ai mentionné quelques trouvailles de dernière heure, faites dans le N du pays, à Qüesaca (gis. 2 b) et à l'hacienda Tesalia (gis. 2 a), dans la région de La Paz. La taille assez forte de ces pièces et quelques caractères morphologiques particuliers m'ont fait hésiter à les inclure dans l'espèce équatorienne courante. Je conserve quelques doutes à ce sujet, mais je crois en définitive qu'il n'y a aucune preuve valable pour séparer une espèce nordique de celle que je considère ici comme *Wegneri*. Je grouperai donc, sous cette rubrique, tous les restes de *Glossotherium* rencontrés dans la Sierra équatorienne.

MATÉRIEL, NIVEAU, RÉPARTITION. — *Types* : (F. Spillmann, 1931). Un maxillaire gauche incomplet avec les 4 dents antérieures, une branche mandibulaire gauche sub-complète avec les 4 dents, l'un et l'autre appartenant à des animaux jeunes ; récoltés par F. Spillmann en 1927 dans la quebrada de Chalán ; aujourd'hui perdus.

Néotype : (R. Hoffstetter, 1948 c). Restes d'un individu trouvé par R. Hoffstetter en 1946 au S de La Cocha près d'Alangasi : crâne presque intact, sans mandibule ; atlas ; omoplate droite ; éléments du 3^e doigt de la main gauche (métacarpien, 1^{re} et 2^e phalanges, os sésamoïde externe) ; fragments du bassin ; naviculaire gauche ; ossicules dermiques ; EPN, V. 120.

Niveau géologique : Toutes les pièces dont j'ai pu identifier le niveau, et spécialement le néotype, appartiennent au 3^e Interglaciaire. L'indication de F. Spillmann selon laquelle les exemplaires trouvés à Alangasi seraient subrécents et contemporains de l'homme me paraît plus que douteuse. Je crois qu'on peut considérer l'espèce comme caractéristique du Puninien.

Répartition géographique : Presque tous les gisements fossilifères de la Sierra équatorienne, depuis la frontière N jusqu'à la province du Chimborazo, ont fourni des restes de cette espèce qui, jusqu'à présent, n'a pas été signalée ailleurs. J'ai donné [1949 a] une liste des récoltes effectuées jusqu'alors. On doit y ajouter quelques trouvailles postérieures. En conséquence, la liste actuelle des gisements est la suivante, avec leurs numéros d'ordre figurant sur la carte : La Paz (2 a, b), Q. de Otón (6), Calderón (9), Llano Chico (10 b, c), Cotocollao (11 b), Q. San Antonio de Montaserin (12), El Batán (13 a, b), Alangasi (20 c, e, f, g, h, i), Conocoto (21), Cusubamba (24), Calhua (25), ? Sisgún (27), Punín (30 a, b, d, e, f, g, h, i), Puluxa (31).

Les limites N et S sont représentées par La Paz (si l'on admet l'identité des restes de cette région avec l'espèce courante) et Puluxa (Flores), c'est-à-dire environ 0°30' N à 2° S. Les altitudes sont comprises entre 2.500 m et 3.000 m environ ; elles s'élèveraient même à plus de 3.300 m si la trouvaille de M. Wagner à Sisgún, désignée comme *Calistrophus priscus*, appartenait à la même espèce.

L'espèce paraît avoir été particulièrement abondante aux environs d'Alangasi, dans la vallée de Los Chillos. J'ai observé également une importante accumulation d'ossements à Cusubamba. Dans ces deux régions il semble que les éléments osseux n'aient pas été dispersés, et il y a donc quelque chance d'extraire un jour un squelette complet. C'était probablement le cas de bien

des individus qui ont fourni des restes jusqu'à présent. Malheureusement les os sont généralement mis à jour par l'érosion, qui détruit une partie du squelette ; et bien des curieux aggravent encore les dégâts avant qu'une personne compétente soit avisée. Dans la région de Punín les restes paraissent, par contre, beaucoup plus dispersés ; certains ont même été incontestablement roulés ; mais on peut trouver occasionnellement quelques éléments en connexion.

DESCRIPTION. — Tous les restes trouvés dans la région géographique définie plus haut concordent entre eux d'une façon assez satisfaisante pour qu'on puisse les inclure dans une même espèce. C'est ainsi qu'une branche mandibulaire trouvée par F. Spillmann à Chalán (Punín) s'adapte parfaitement au crâne que j'ai récolté à La Cocha (Alangasi) ; par ailleurs j'ai commencé la reconstitution d'une main composite qui comprend un scaphoïde de Punín ; un lunaire, un grand os et un pisiforme de Cusubamba ; le 3^e métacarpien et le doigt correspondant du néotype d'Alangasi, etc... : toutes ces pièces s'articulent entre elles comme si elles provenaient du même individu. Il y a, bien entendu, certaines variations de taille, mais non exagérées. Les quelques restes trouvés dans la province septentrionale du Carchi, qui m'avaient paru d'abord sortir de la marge habituelle de variation, concordent en réalité avec la taille d'un individu trouvé à Conocoto, non loin du gisement du néotype, et également avec un humérus provenant de la quebrada Colorada, près du gisement du type de l'espèce. Il est donc impossible d'établir une coupure pour les exemplaires un peu forts. Les pièces craniennes offrent également quelques petites différences, dans leur taille et leur morphologie, mais elles peuvent être expliquées par un léger dimorphisme sexuel et par une certaine variation individuelle.

LE CRANE. — Les deux seuls crânes à peu près complets sont ceux de La Cocha (néotype EPN, V. 120) et de Valeltul (V. 107). Tous deux sont adultes. On note même que les fusions osseuses sont plus avancées dans le second, bien qu'il soit plus petit. J'y ajoute également la pièce très incomplète trouvée à Qüesaca (V. 803) qui appartient à un individu nettement plus fort, probablement un vieux mâle.

DIMENSIONS :

	V. 120	V. 107	V. 803
1) Longueur totale, depuis l'extrémité postérieure des condyles occipitaux jusqu'au bord antérieur du prémaxillaire.	442	417	—
2) Longueur condylo-maxillaire depuis le même point jusqu'au bord antérieur du maxillaire.	412	393	—
3) Longueur rostrale, depuis le bord antérieur de l'orbite jusqu'à l'extrémité du maxillaire.	115	110	—
4) Longueur du palais, depuis le bord antérieur du maxillaire jusqu'au sommet de l'échancrure postpalatine.	184	?170	—
5) Largeur maxima du museau, sur le renflement maxillaire.	184	163	200 (100 × 2)
6) Distance entre les bords alvéolaires externes de la première paire de dents.	142	132	162 (81 × 2)
7) Largeur du palais entre les bords alvéolaires internes de la première paire de dents.	107	96	128 (64 × 2)
8) Largeur du palais entre les bords alvéolaires internes de la dernière paire de dents.	53,5	45	57,5
9) Distance minima entre les dernières dents et le sommet de l'échancrure postpalatine.	33	?	—
10) Diamètre de la constriction du museau devant l'apophyse zygomatique du maxillaire.	131	119	—
11) Diamètre bizygomatique.	233	?	—
12) Diamètre minimum de la constriction postorbitaire du frontal.	113	108	—
13) Diamètre bimastoïde.	182	162	—

DIMENSIONS :	V. 120	V. 107	V. 803
14) Diamètre minimum de la constriction prémastoïde.....	144	140	
15) Diamètre transversal bicondylaire externe.....	124	115	
16) Diamètre transversal du foramen magnum.....	56	44	
17) Hauteur verticale du crâne, depuis le plan du basioccipital jusqu'à l'inion.....	114	101	
18) Hauteur verticale du crâne, depuis le plan du palais jusqu'à la partie antérieure des nasaux.....	151	135	
19) Longueur des séries dentaires supérieures sur alvéoles gauche.....	112	117	125
droite.....	115	114	
20) Longueur de l'espace occupé par les 4 dernières dents, sur alvéoles gauche.....	91	97	100
droite.....	96	90	

De ces mesures on peut tirer les indices suivants, définis par L. Kraglievich [1922], A. Cabrera [1936] et R. Hoffstetter [1949 a] :

	V. 120	V. 107
a) Indice céphalique.		
100 × dimension (12) : dimension (2).....	27,4	27,5
b) Indice rostral.		
100 × dimension (5) : dimension (2).....	44,6	41,5
c) Indice prézygomatique.		
100 × dimension (10) : dimension (2).....	31,8	30,3
d) Indice mastoïde.		
100 × dimension (13) : dimension (2).....	44,1	41,2
e) Indice palatin.		
100 × dimension (8) : dimension (2).....	13	11,5
f) Indice facio-céphalique.		
100 × dimension (3) : dimension (2).....	28	28
g) Indice rostro-bimastoïde.		
100 × dimension (5) : dimension (13).....	101,1	100,6
h) Indice rostro-postorbitaire.		
100 × dimension (5) : dimension (12).....	163	151
i) Indice naso-occipital.		
100 × dimension (8) : dimension (17).....	132	133

On peut, sur la base de ces mesures et de ces indices, effectuer une comparaison craniométrique de l'espèce équatorienne avec les autres représentants de *Glossotherium*.

On note d'abord que *Gl. (O.) Wegneri* se place parmi les plus petites formes du groupe, tout au moins par sa taille moyenne. En effet, les deux seuls crânes adultes complets mesurent respectivement 393 et 412 de longueur condylo-maxillaire, tandis que cette dimension varie de 437 à 540 chez les *Glossotherium* s. s. adultes de l'Amérique australe étudiés par L. Kraglievich [1922] et A. Cabrera [1936] ; et de 424,5 à 540 dans les exemplaires de *Gl. (P.) Harlani* mesurés par Ch. Stock [1925] ou cités par L. Kraglievich. Cependant le fragment du crâne de Qüesaca et quelques os du tronc et des membres trouvés à Conocoto et à Punín indiquent que la limite supérieure atteinte par l'espèce des Andes équatoriennes doit dépasser les chiffres actuellement connus.

L'aspect général du crâne, par ses proportions massives et son museau dilaté, rappelle principalement celui de *Gl. robustum* et s'éloigne de celui de *Gl. Lettsomi* et plus encore de ceux des *Paramylodon* nord-américains. Nous verrons cependant que, même comparée à *Gl. robustum*, l'espèce équatorienne se singularise par un certain nombre de caractères qui seront détaillés plus loin.

En ce qui concerne les indices, on note que l'indice céphalique de *Gl. (O.) Wegneri*, égal à

27,5, correspond à une valeur moyenne dans l'ensemble des formes sud-américaines. Il se place précisément dans la marge commune entre les deux lots séparés par A. Cabrera dans le matériel austral, lesquels répondent respectivement aux variations 24,4 à 28,3 (*Gl. Lettsomi*) et 27,4 à 33,7 (*Gl. robustum*). Il est nettement plus fort que les chiffres trouvés chez *Paramylodon*, dont le crâne est particulièrement étroit par rapport à sa longueur.

Par contre le développement de la région faciale comparée à la cérébrale concorde plutôt avec les caractéristiques de *Lettsomi* (au sens A. Cabrera). En effet, l'indice facio-céphalique de *Wegneri*, égal à 28, surpasse toutes les valeurs trouvées par A. Cabrera chez *robustum*. De même la longueur rostrale des exemplaires équatoriens (110 et 115 respectivement) est un peu supérieure à la largeur de la constriction postorbitaire (108 et 113 respectivement). C'est là un fait notable, car par ailleurs la morphologie de *Wegneri* est beaucoup plus semblable à celle de *robustum* qu'à celle de *Lettsomi*.

L'indice mastoïde est élevé : 41,2 et 44,1 respectivement dans les deux pièces. Le dernier chiffre (exemplaire de La Cocha) surpasse toutes les valeurs signalées pour les divers *Glossotherium* s. s. de l'Amérique australe et pour les *Paramylodon* de l'Amérique du Nord. Une remarque analogue peut être faite pour l'indice prézygomatique, qui correspond à 30,3 et 31,8 alors que les chiffres les plus forts cités par A. Cabrera ne dépassent pas 30,4. Il en est de même pour l'indice palatin qui atteint 11,5 et 13.

Mais le caractère le plus marqué est l'extraordinaire dilatation du museau, qui se manifeste aussi bien verticalement que transversalement. On peut juger de l'élargissement transversal par divers indices : l'indice rostral atteint 41,5 et 44,6, tandis qu'il ne dépasse pas 38 chez *Lettsomi* et 40,4 chez *robustum* selon A. Cabrera ; les chiffres de L. Kraglievich indiquent 31 comme valeur maxima chez les formes nord-américaines. L'indice rostro-bimastoïde est significatif dans le même sens : en effet, tous les *Glossotherium* s. s. décrits jusqu'à présent, et plus encore les *Paramylodon*, montrent un diamètre bimastoïde toujours supérieur à la largeur du museau, même dans les formes à museau renflé, comme le type de *Pseudolestodon myloides superbus* de L. Kraglievich (figuré par R. Lydekker [1894, pl. 49, fig. 1]) ; au contraire, les deux crânes équatoriens ont un museau un peu plus large que le diamètre bimastoïde ; il en résulte que leur indice rostro-bimastoïde est légèrement supérieur à 100. On peut faire la même constatation en comparant la largeur du museau avec le diamètre minimum de la constriction postorbitaire. Selon les chiffres donnés par L. Kraglievich, cet indice est égal à 103 dans le type de *Gl. Wieneri*. Il varie de 110 à 138 chez les autres *Glossotherium* de l'Amérique australe. *Gl. (P.) Harlani* donne des chiffres compris entre 120 et 144¹. Au contraire dans les deux crânes équatoriens, le même indice atteint des valeurs exceptionnellement élevées : 151 et 163.

L'extension du museau se manifeste également dans le sens vertical, comme il apparaît clairement dans une vue latérale du crâne. Il s'ensuit que l'indice naso-occipital est très élevé : 132 dans l'exemplaire de La Cocha et 133 dans celui de Valeltul. C'est là une disposition singulière qui donne au sous-genre *Oreomylodon* un profil très particulier.

Le crâne de *Gl. (O.) Wegneri* présente également des particularités morphologiques.

Les seules pièces connues sont complètement adultes, de sorte que les sutures osseuses y sont complètement oblitérées. Seules subsistent, comme de coutume, la suture maxillo-jugale et la

1. Je ne sais jusqu'à quel point on peut tenir compte de la valeur du diamètre postorbitaire donné, avec un point d'interrogation, par L. Kraglievich [1922] pour le type de « *Myloodon* » *Garmani*, sur lequel je n'ai pas ici les documents nécessaires. La dimension mentionnée conférerait à ce fossile un indice rostro-postorbitaire très aberrant, égal à 208. Mais même si l'indication est exacte, cette valeur très élevée de l'indice serait due, non pas à une dilatation exceptionnelle du museau, mais à une constriction singulièrement forte de la région postorbitaire.

partie antérieure des sutures maxillo-nasales. De plus, chez l'exemplaire de La Cocha, l'os internasal était encore séparé ; chez le même échantillon, on distingue encore les limites entre prémaxillaires et maxillaires, bien que les os soient déjà complètement ankylosés. Mais toutes les autres limites sont effacées, de sorte qu'il est difficile d'étudier comparativement les sutures osseuses dans l'espèce équatorienne.

Le caractère anatomique le plus saillant, auquel j'ai conféré une valeur subgénérique, est la présence d'un os internasal, placé en avant des nasaux et qui s'appuie sur la lame du vomer pour surplomber la fosse nasale. Dès mon premier travail sur cette espèce [Hoffstetter, 1948 c], basé sur l'exemplaire de La Cocha, j'avais déjà noté que les deux nasaux se séparent en avant pour former une échancrure visible d'en haut ; de plus, les bords de cette échancrure montrent, sur l'épaisseur des nasaux, une surface irrégulière d'articulation qu'on observe en vue frontale ; cette particularité-m'avait fait supposer l'existence d'un élément osseux internasal.

Le crâne de Valeltul, que j'ai fait connaître en 1949, confirme pleinement cette hypothèse. Ici, en effet, la partie nasale est parfaitement conservée, y compris l'os internasal qui est complètement soudé aux nasaux ; cependant quelques minuscules fossettes permettent de repérer ses limites postérieures et démontrent, dans l'exemplaire de Valeltul comme dans celui de La Cocha, l'existence d'une échancrure triangulaire qui sépare les nasaux antérieurement. L'os internasal a une forme grossièrement losangique. Sa partie antérieure tombe brusquement en avant à partir du point le plus haut qui correspond à l'extrémité des nasaux. La pointe antérieure est tronquée, mais non brisée : elle se termine par un ovale de 15 mm de diamètre transversal sur 7,5 de haut. La surface ainsi formée montre des rugosités qui paraissent indiquer l'articulation avec un élément cartilagineux qui prolongeait à la fois l'internasal et le vomer vers le prémaxillaire.

Sur la base de ce critère, on peut comparer la forme équatorienne avec les autres *Mylodontinés* du Pléistocène.

Chez le genre *Myodon*, les nasaux se développent largement vers l'avant, au-dessus des fosses nasales. Ils sont prolongés par un élément internasal qui rejoint une apophyse du prémaxillaire et forme ainsi un arc osseux très caractéristique. Cependant, et malgré la présence du même élément osseux supplémentaire, c'est là une disposition bien distincte de celle de *Oreomyodon*, et qui s'accompagne d'ailleurs de caractères morphologiques spéciaux : étroitesse et allongement du museau, forme particulière du prémaxillaire, disparition de la première dent supérieure, etc.

Les exemplaires de *Lestodon* que j'ai pu examiner aux Musées de La Plata et de La Paz ne présentent, au contraire, aucune trace d'élément osseux en avant des nasaux, lesquels restent unis jusqu'à leur extrémité antérieure et se terminent par un bord tranchant.

Il en est en général de même, parmi les *Glossotherium s. l.*, pour les sous-genres *Paramylodon* et *Glossotherium*.

En ce qui concerne *Paramylodon*, on peut observer à ce sujet les planches 22 et 25 du travail de Ch. Stock [1925] : les nasaux forment en commun un bord antérieur tranchant qui ne permet aucune articulation avec un élément osseux internasal.

Les crânes de *Glossotherium robustum* et *Lettsomi* (au sens A. Cabrera) du Musée de La Plata offrent une disposition assez semblable. Cependant le type de la première espèce, figuré par R. Owen [1842], montre un détail intéressant. Les nasaux vus d'en haut sont unis jusqu'à leur extrémité [R. Owen, 1842, pl. III]. Mais en vue frontale [*ibid.*, pl. V, fig. 3], on observe une excavation considérée par R. Owen comme une « fosse terminale des os nasaux ankylosés, pour l'insertion du cartilage du nez ». Il m'est difficile, sur une simple figure, de me faire une opinion sur la signification de cette fossette. Il est probable qu'en effet elle recevait le cartilage nasal. Cependant, il n'est pas impossible qu'elle soit une indication d'un vestige de l'élément osseux internasal. Mais même dans ce cas, celui-ci serait inconstant et il n'aurait jamais eu un dévelop-

pement comparable à celui qu'on observe chez *Oreomyodon*, car les os nasaux de *Gl. robustum* sont développés en forme de toit au-dessus de la fossette considérée.

On voit en résumé que la présence d'un os internasal chez l'espèce équatorienne est un caractère

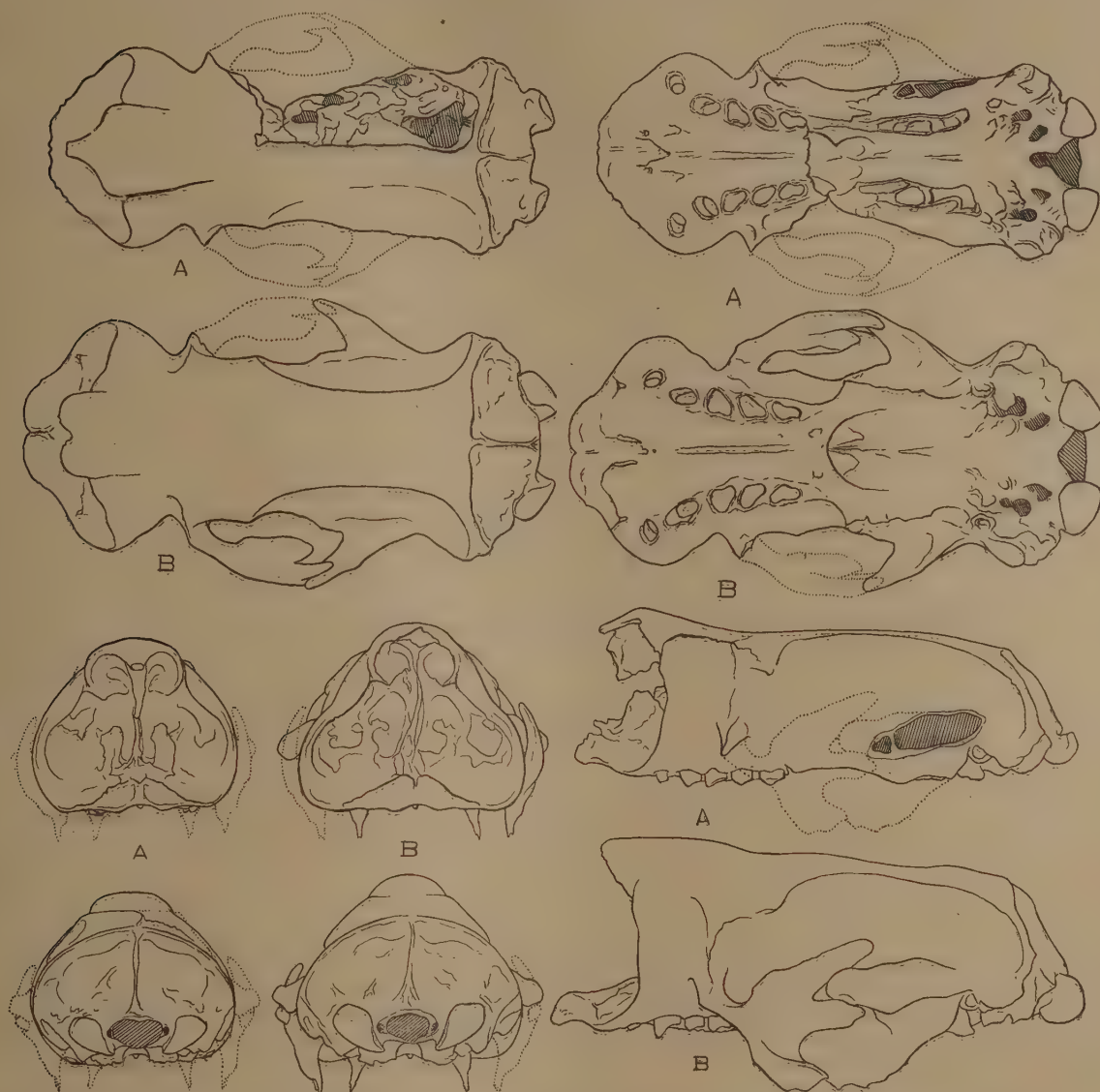


FIG. 14. — *Glossotherium (Oreomyodon) Wegneri* (SPILLM.). Crânes. Faces supérieures, inférieures, antérieures, postérieures et latérales.

A : EPN, V. 107, Valeltul, Punin (Chimborazo), Coll. S. Haro ;

B : EPN, V. 120. (Néotype) ; La Cocha, Alangasi (Pichincha), coll. R. Hoffstetter. $\times 1/6$ env.

très significatif. Il n'en reste pas moins que, par sa morphologie générale, cette espèce est très proche de *Glossotherium s. s.*, et spécialement de *Gl. robustum*. Elle est au contraire absolument distincte de *Myloodon*, malgré le rapprochement que pourrait suggérer la présence du même élément osseux. C'est la raison pour laquelle j'ai préféré laisser à *Oreomyodon*, créé pour *Gl. Wegneri*, un rang de sous-genre à l'intérieur du genre *Glossotherium*.

La *vue dorsale* du crâne (fig. 14) de *Gl. (O.) Wegneri* est remarquable d'abord par la présence de l'internasal, ensuite par l'extrême dilatation du museau et de la région mastoïde, tous caractères qui ont déjà été signalés plus haut. Il existe un processus postorbitaire net, analogue à celui de *Gl. (Gl.) robustum*. La constriction postorbitaire n'est pas spécialement marquée; elle est cependant accusée par contraste avec l'élargissement antérieur et postérieur du crâne. Les crêtes temporales sont bien dessinées. Dans cette vue, le crâne de Valeltul, qui est détérioré sur son côté droit, laisse voir la petite cavité cérébrale, entourée par des os creusés d'énormes sinus, caractères que l'on connaît dans tous les représentants du genre.

La *vue latérale* (Pl. II, fig. 1 a, 2 a et fig. 14 du texte) montre un profil supérieur très particulier. En effet, la hauteur du crâne croît progressivement de la région occipitale à la région frontale et de celle-ci jusqu'à l'extrémité des nasaux. L'élévation de la région nasale est particulièrement marquée dans l'exemplaire de Valeltul. Il en résulte que, comme nous l'avons vu plus haut, l'indice naso-occipital est très élevé dans cette espèce. C'est là une disposition bien différente de celle observée chez les autres sections du genre. Chez les *Glossotherium s. s.* pampéens et chez les *Paramylodon* nord-américains, le crâne est convexe longitudinalement dans la région pariéto-frontale, et les nasaux tombent généralement vers l'avant, ou, dans quelques cas, sont subhorizontaux. En ce qui concerne le genre *Myiodon*, il montre une élévation nasale marquée, mais au milieu (et non à l'extrémité) des nasaux, lesquels se prolongent ensuite longuement au-dessus des fosses nasales.

En arrière, la chute de l'occipital est quelque peu variable. L'inclinaison est plus raide chez l'exemplaire de La Cocha que chez celui de Valeltul. Chez les deux, les condyles sont plus saillants vers l'arrière que chez l'ensemble des *Glossotherium*, et ce caractère est particulièrement marqué chez le second exemplaire.

L'orbite est mieux délimitée que chez *Paramylodon*, à cause du processus postorbital bien dessiné. Le foramen lacrymal est pratiquement invisible. Dans la partie inféro-postérieure de l'orbite, se creuse une cuvette où débouchent 3 orifices sur l'interprétation desquels L. Kraglievich [1923 et 1925 a] a apporté d'intéressantes précisions, basées sur de nombreuses observations. Au fond de la cuvette s'ouvre un large orifice dont la signification est complexe et qui est dû à la réunion du *foramen rotundum* (nerf V₂), de la *fissura orbitalis* (nerfs III, IV, V₁, VI) et du *foramen opticum* (nerf II). Dans l'espèce étudiée ici, la paroi externe du conduit correspondant est très généralement fenêtrée tout près du débouché de l'orifice complexe. Plus en avant, le fond de la cuvette est perforé par un grand *f. sphenopalatinum* (ou *f. orbitonasale*) qui s'ouvre dans l'arrière fosse nasale. Enfin, plus en avant encore et vers le bas, le *f. orbitopalatinum* (ou *f. palatinum aborale*) mène au conduit palatin, qui pénètre dans le palatin et le maxillaire pour déboucher sur leur surface buccale par divers orifices.

Les ptérygoïdes sont largement développés en lames de contour arrondi, dont la base est perforée par le *f. ovale*.

L'os malaire a une configuration classique, avec ses 3 branches postérieures dont la médiane s'appuie (sans s'articuler) sur le processus zygomatic du squamosal. En avant la suture avec le maxillaire ne paraît pas s'ankyloser, même à l'état adulte.

La *face inférieure* (Pl. II, fig. 1 b, 2 b et 14, 15 du texte) est remarquable par la dilatation antérieure du palais. En avant, les prémaxillaires sont complètement soudés entre eux et avec les maxillaires dans les trois pièces adultes observées, à tel point que les limites en sont très difficiles à préciser dans deux d'entre elles. Il semble qu'il y ait dans cette fusion un caractère particulier à *Oreomyiodon* car, en général, les crânes connus de *Glossotherium s. s.* et de *Paramylodon*, même adultes, sont dépourvus de prémaxillaires, ce qui indique une suture réalisée très tardivement et qui ne semble jamais atteindre le degré observé chez *Wegneri*.

Les prémaxillaires appartiennent au type *Glossotherium* et sont bien différents de ceux de *Myiodon*. Leur bord antérieur a une forme variable comme on peut s'en rendre compte dans les figures. En relation avec l'élargissement du museau, ils sont très développés latéralement : leur largeur totale atteint 132 chez l'exemplaire de La Cocha et 126 chez celui de Valeltul, alors que *G. (P.) Harlani* n'accuse que 110,6 de moyenne pour la même dimension, malgré la taille nettement plus forte de son crâne. De chaque côté des processus palatins s'ouvrent les scissures palatines, plus ou moins largement ouvertes.

Le maxillaire, au niveau de la première dent, exagère la disposition observée chez *Gl. robustum*. Il s'étale largement en une lame développée vers l'avant et renflée latéralement, de telle sorte que l'échancrure antéro-latérale du palais maxillaire est reportée très en avant de la première dent. De plus, en vue frontale, la forme de la « racine » de cette dent est complètement masquée.

Sur les côtés, le canal infraorbitaire montre une tendance à la réduction ou à la disparition de son plancher. Celui-ci est absent chez le néotype de La Cocha, chez lequel le canal se réduit à une gorge profonde, de sorte

qu'il n'existe pas à proprement parler de foramen infraorbitaire. D'après les figures de F. Spillmann [1931], il en était de même chez le type juvénile de Chalán. Chez l'exemplaire de Valeltul, on observe, par contre, un pont mince et étroit, dont l'extension antéro-postérieure minima atteint 9,5 mm à droite et 6,5 à gauche. Ce pont est plus développé et atteint 13 mm chez le grand échantillon de Qüesaca.

Le palais est étroit en arrière et s'élargit fortement vers l'avant. Le rapport des dimensions (7) et (8) atteint 2,0 chez l'exemplaire de Valeltul, 2,13 chez celui de La Cocha et 2,21 chez celui de Qüesaca. Il est donc remarquablement élevé et paraît s'accroître avec la taille. Il s'agit là d'un caractère qui avait servi à définir le genre « *Pseudolestodon* » conjointement avec le développement important de la dent caniniforme. Nous verrons que chez *Gl. (O.) Wegneri*, cette forte divergence des séries dentaires s'accompagne au contraire d'une réduction marquée de la caniniforme.

Le palais est, dans le sens longitudinal, très convexe au niveau des 3^e et 4^e dents, dont la couronne ne dépasse pas sa surface. Il est orné d'une crête médiane et par deux bourrelets qui longent les alvéoles dentaires. Les conduits palatins débouchent à la surface buccale par deux orifices palatins majeurs placés en arrière des séries dentaires et qui semblent beaucoup plus importants que chez les autres *Glossotherium*; en outre, plus en avant, s'ouvrent divers foramens dont les antérieurs sont en général largement ouverts. Le palais se prolonge assez longuement en arrière des séries dentaires : dans le crâne entier, pourvu du prémaxillaire, l'échancrure palatine postérieure se place presque à la moitié de la longueur totale, tandis qu'elle se situe plus en avant dans les diverses figures de *Glossotherium s. s.* et de *Paramylodon* que j'ai pu examiner.

Les narines postérieures sont largement ouvertes. Les ptérygoïdes forment deux lames amplement développées et légèrement divergentes. Le fond de la fosse mésoptérygoïde laisse voir sur son axe une incisure ouverte en arrière qui semble être l'incisure vomérienne. De sorte que le vomer se prolongerait en une lame assez développée vers l'arrière. Je ne puis malheureusement comparer ce caractère avec les autres représentants du genre, chez lesquels il ne semble pas avoir été étudié.

Le basisphénoïde et le basioccipital sont complètement soudés. Dans le domaine du dernier s'observent deux paires de tubérosités rugueuses latérales, au niveau et très près des deux paires de trous déchirés.

La région otique est assez analogue à celle des autres *Glossotherium*. Le tympanique forme un anneau bien conservé dans les deux crânes complets. Les osselets de l'oreille moyenne sont également conservés et ont été isolés dans l'exemplaire de La Cocha. Le long du basioccipital s'ouvrent les trous déchirés antérieur (*for. caroticum*) et postérieur (*for. jugulare*), celui-ci particulièrement ample. En arrière du tympanique s'observe l'articulation stylohyale, sur le bord externe de laquelle s'ouvre le foramen stylomastoïdien. A partir de celui-ci s'étend vers l'arrière une gorge qui souligne l'apophyse-mastoïde très saillante, gorge qui est plafonnée en arrière, et au fond de laquelle s'ouvre un foramen.

Les foramens condyloïdes sont amples. En arrière, les condyles occipitaux sont larges et écartés, beaucoup plus que chez *Paramylodon*.

Les foramens condyloïdes sont amples. En arrière, les condyles occipitaux sont larges et écartés, beaucoup plus que chez *Paramylodon*.

La face postérieure (fig. 14) est remarquablement basse et large, avec des condyles écartés, et contraste ainsi avec celle de *Gl. (P.) Harlani*, qui est nettement plus haute et relativement étroite ; elle se rapproche plutôt de celle de *Gl. (Gl.) robustum*.

La face antérieure (Pl. II, fig. 1, 2 et 14 du texte) montre une ouverture nasale très ample, haute et subtriangulaire, par suite de l'élévation des nasaux et de la dilatation latérale des maxillaires. Les cornets du nez sont remarquablement bien conservés et mériteraient une étude détaillée que je suis obligé de remettre à plus tard, car je ne dispose pas ici du travail fondamental de Paulli [1899-1900].

LA MANDIBULE est assez mal représentée dans nos collections. Cependant une pièce subcomplète (V. 108) a été trouvée par F. Spillmann à Chalán (topotype) et s'adapte parfaitement au crâne de La Cocha (néotype).



FIG. 15. — *Gl. (Oreomyiodon) Wegneri* (SPILLM.). EPN, V. 803. Fragment de crâne, face inférieure. $\times 2/5$. Los Socavones, H. de Qüesaca, près de La Paz (Carchi). Coll. C. Reyes et A. Navarrete.

Il s'agit d'une branche gauche (fig. 16 A), avec les processus coronoïde et angulaire un peu incomplets, et privée de dents. J'ai trouvé une autre pièce à peu près de la même taille mais très brisée à Calderón (gis. 9) et de plus une partie antérieure à Alangasí.

Les dimensions de la pièce de Chalán sont les suivantes :

Longueur depuis le condyle jusqu'à la symphyse : 305. — Longueur de la série dentaire inférieure, sur alvéoles : 114. — Longueur de la partie prédentaire : 81. — Largeur du bord « incisif » (approximativement) : $60 \times 2 = 120$. — Longueur de la symphyse : 110. — Hauteurs mesurées perpendiculairement au plan formé par les bords alvéolaires : sous le lobe postérieur de M_4 : 73 ; entre M_3 et M_5 : 61 ; sous M_1 : 71.

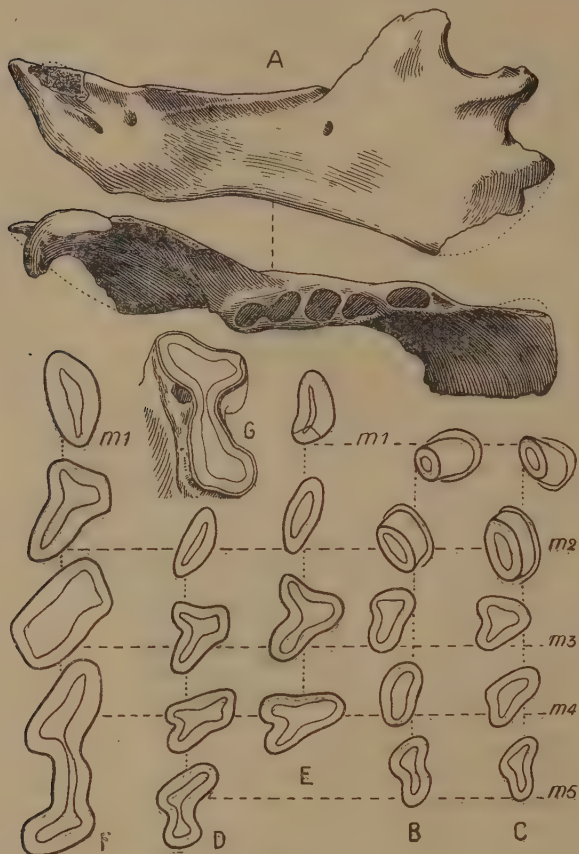


FIG. 16.

A, B, C : *Glossotherium* (*Oreomyiodon*) *Wegneri* (SPILLM.). A : EPN, V. 108, branche mandibulaire gauche $\times 1/4$, Chalán, Puná (Chimborazo), coll. F. Spillmann ; B, C : V. 107 et 120, dents supérieures gauches $\times 1/2$ (B : Valetul, Puná ; coll. S. Haro ; C : La Cocha, Alangasí ; coll. R. Hoffstetter.)

D, E, F : *Glossotherium tropicorum* nov. sp. La Carolina (Guayas). D, E : EPN, V. 1220 et 1230, dents supérieures gauches ; F : V. 1229, dents inférieures droites. $\times 1/2$.

G : *Glossotherium* sp. EPN, V. 1219, M_4 gauche. $\times 1/2$. Ile de Puná (Guayas), coll. F. Spillmann.

La pièce rappelle par sa forme celle de *Gl. robustum*, plus que celles de *Paramyiodon* ou de *Gl. tropicorum*. En effet, la hauteur de la branche horizontale est à peu près la même au niveau de la caniniforme et sous la dernière molaire, de sorte que la région antérieure apparaît haute et courte, avec un bord symphysaire assez redressé. Le bord inférieur horizontal est concave vers le bas, ce qui se traduit par une diminution de la hauteur dans sa partie moyenne. La région prédentaire a des bords latéraux concaves vers l'extérieur et s'élargit ensuite assez fortement. Dans les exemplaires de Calderón et d'Alangasí, l'angle antéro-latéral est beaucoup plus accusé que je ne l'avais cru d'abord, de sorte que la reconstitution faite sur ces modèles donne 120 pour largeur du bord incisif (au lieu du chiffre de 110 qui figure dans ma note [1948 c]). Le flanc externe de la pièce porte comme de coutume 2 *foramina mentalia*, dont l'antérieur est particulièrement large ; de plus, au-dessous du bord antérieur du processus coronoïde, le canal dentaire présente une ouverture postéro-externe que F. Spillmann avait prise pour un « *foramen mentale* ». Le même canal dentaire s'ouvre sur le flanc interne par un très gros orifice.

LES DENTS. — La formule dentaire de *Oreomyiodon*, comme celle de *Glossotherium* s. s., est $5/4$; mais on observe dans le premier sous-genre une tendance marquée à la réduction de la caniniforme supérieure, sans que jamais cependant cette réduction arrive à la disparition.

Les séries dentaires supérieures (fig. 16 B, C) sont divergentes et alignées sur une courbe concave vers l'extérieur. Leur longueur, mesurée sur les alvéoles, varie de 115 à 125.

La caniniforme supérieure (M^1) est remarquablement petite, au moins dans les crânes de Valetul et de La Cocha, et possède une orientation très spéciale : elle est fortement courbée et, à sa sortie, elle se couche vers l'intérieur et un peu vers l'arrière. Sa surface d'usure est oblique. Dans le grand exemplaire de Quesaca la dent n'est pas conservée, mais l'alvéole est plus grande et de forme plus allongée, moins transverse ; de sorte que la dent, qui paraît avoir été plus forte, présentait peut-être des caractères différents. Il ne serait pas impossible que le dernier exemplaire ait été un vieux mâle, ce que semble confirmer sa taille, tandis que les

deux précédents seraient des femelles ? Une telle hypothèse conduirait à reconnaître une différence sexuelle dans la taille et l'orientation de la caniniforme supérieure.

M² a une forme et une orientation variables, même d'un côté à l'autre du même exemplaire. En général la section est ovale allongée ; mais le grand axe peut être orienté dans le sens des séries dentaires, ou s'incliner fortement vers l'intérieur et vers l'avant. Dans l'échantillon de Quesaca, la dent est plus grande, proportionnellement plus large, et plus convexe sur son flanc externe : elle mesure 20 × 16,5 contre 19,5 × 11 et 17,5 × 10 chez les deux autres exemplaires.

M³ est subtriangulaire ; elle présente un sillon marqué sur le flanc interne et un autre moins net sur la face postéro-externe. Les proportions sont également variables d'un exemplaire à l'autre. La dent est par exemple plus large dans celui de La Cocha, plus longue dans celui de Valeltul.

M⁴ est allongée dans le sens postéro-interne-antéro-externe. Le bord interne porte généralement un sillon net, mais celui-ci est presque effacé dans le fossile de Valeltul où la section est presque ovale.

M⁶ est bilobée comme de coutume, avec le lobe antérieur plus développé et oblique, le postérieur plus petit.

Les dents inférieures sont peu connues et ne peuvent guère être étudiées qu'à partir de la forme des alvéoles.

La caniniforme M₁ provoque un relief sur le flanc externe de la mandibule, mais reste alignée avec les dents suivantes. Elle a une forme un peu allongée. Son flanc externe est assez convexe ; l'interne, plus aplati, porte un léger sillon au milieu.

M₂ est également un peu allongée. Elle porte un sillon interne et un autre externe, plus ou moins marqués, qui peuvent même produire un aspect légèrement bilobé.

M₃ a une section en forme de rectangle à angles arrondis, avec le grand axe orienté en direction postéro-interne-antéro-externe.

La dernière molaire M₄ est comme d'habitude très étranglée entre ses deux lobes. L'isthme est ici assez court ; le lobe postérieur est plutôt arrondi. Dans l'ensemble la dent ressemble à celle de l'espèce de Puná, mais ses dimensions sont beaucoup plus faibles. En effet l'alvéole de l'exemplaire de Chalán mesure 36 mm comme dimension antéro-postérieure maxima. Le fossile de Caldérón montre un développement comparable.

L'APPAREIL HYOÏDE. — De l'appareil hyoïde, je ne connais qu'un stylohyal droit (V. 800) trouvé à Cusubamba (24). L'élément est bien comparable à celui de *Gl. (P.) Harlani* [Ch. Stock, 1925, pl. 27, fig. 2], mais il est plus petit et plus grêle, sa longueur totale atteint 107 mm. Il est très aplati latéralement, même à l'extrémité distale qui s'allonge en pointe en avant et vers le bas et porte une face articulaire pour l'épihyal, de 14 × 9 mm.

LA COLONNE VERTÉBRALE. — Aucune série vertébrale complète n'est connue, de sorte qu'il m'est impossible de donner une formule vertébrale, laquelle doit cependant se rapprocher de celle de *Paramylodon*. Elle diffère de celle de *Gl. (Gl.) robustum*, comme nous le verrons, par la région sacrée.

L'atlas, dont 3 exemplaires ont été récoltés, est très semblable à celui de *Gl. (Gl.) robustum*. Il se distingue de celui de *Paramylodon* par son développement antéro-postérieur relativement plus grand, par son bord antérieur plus arrondi et par ses ailes plus étendues vers l'arrière. Les foramens se présentent comme chez l'espèce argentine. Les dimensions des 3 pièces sont les suivantes :

	V. 120 La Cocha (néotype)	V. 110 La Cocha	V. 111 Conocoto
Largeur maxima, sur les ailes latérales.....	186	180	208
Longueur antéro-postérieure maxima.....	87	85	95
Diamètre entre les bords externes des articulations antérieures.....	124	123,5	135,5
Diamètre entre les bords externes des articulations postérieures.....	88	85,5	95

L'axis et les vertèbres cervicales suivantes ne sont représentés que par des pièces incomplètes et peu nombreuses, qui ne permettent pas une comparaison précise. L'axis V. 1925 de la quebrada Grande de Punín mesure 75 mm depuis la surface postérieure du centrum jusqu'à la pointe de l'apophyse odontoïde, et 83 mm de diamètre entre les bords externes des articulations pour l'atlas. On voit donc qu'il concorde bien par sa taille

avec les atlas de la même espèce récoltés à la Cocha (Alangast). Comparé avec celui de *Gl. (Gl.) robustum*, il montre un processus transverse placé plus bas ; les faces articulaires latérales pour l'atlas s'étendent davantage vers l'arrière et arrivent presque au contact du *for. transversarium* ; la face articulaire de l'apophyse odontode regarde davantage vers le bas.

Il y a peu à dire des vertèbres thoraciques dont je connais une vingtaine d'exemplaires. Elles concordent dans l'ensemble avec celles de *Glossotherium s. s.* et de *Paramylodon*. Celles de la région antérieure ont un corps subtriangulaire, caréné en bas ; plus en arrière le corps prend un contour plus arrondi ; la facette articulaire costale antérieure prend de plus en plus d'importance à mesure qu'on s'éloigne de la région cervicale ; au contraire la postérieure finit par disparaître dans les dernières vertèbres thoraciques. Le développement des métapophyses s'accuse quand on va de l'avant vers l'arrière. La neurépine, toujours bien développée, devient cependant moins haute et avec un profil moins anguleux dans la région présacrée. Les vertèbres s'articulent entre elles par les zygapophyses qui sont peu écartées et moins étendues transversalement que celles de *Scelidothierium* dont il sera question plus loin. Une articulation supplémentaire médiane peut apparaître à la base antérieure de la neurépine, dans les vertèbres moyennes ; mais elle est toujours réduite et se situe plus haut et plus en arrière que les zygapophyses qui l'entourent.

Comme chez les autres représentants du genre *Glossotherium s. l.*, les vertèbres lombaires et sacrées se soudent en un ensemble complexe parfois désigné comme *synsacrum*. Chez un bon échantillon (V. 111), provenant de Conocoto (21), on compte 8 vertèbres soudées, au lieu de 10 chez *Gl. (Gl.) robustum* d'après R. Owen, et 9 ou 8 chez *Gl. (P.) Harlani* d'après Ch. Stock. Selon ce dernier auteur, les 3 premières vertèbres du complexe sacré seraient des lombaires et les suivantes de véritables sacrées. En ce qui concerne l'échantillon andin, il ne fait pas de doute que les deux premières soient des lombaires. En effet, les orifices intervertébraux qui les séparent et qui les suivent occupent une position latérale, comme dans les vertèbres présacrées ; de plus le centrum porte à sa face ventrale deux gros foramens qui confluent en un conduit unique, lequel débouche sur le plancher du canal rachidien : c'est là une disposition que l'on retrouve, avec quelques variantes, dans les vertèbres lombaires et parfois dans la dernière dorsale de *Choloepus* et de *Bradypus*. En ce qui concerne la vertèbre suivante, je pense qu'il faut l'interpréter comme la dernière lombaire bien qu'elle présente déjà quelques caractères de sacrée. Son centrum est également perforé par un conduit dorso-ventral qui manque dans les vraies vertèbres sacrées ; mais ce même centrum s'élargit notablement vers l'arrière ; les apophyses transverses sont très dilatées ; le trou intervertébral s'ouvre par deux orifices, l'un dorsal, l'autre ventral, ce dernier occupant une position variable selon les individus : parfois il débouche sur la face antéro-latérale du sacrum, mais plus souvent, et en particulier chez l'exemplaire de Conocoto, il prend l'allure d'un trou sacré, ventral, bien que son diamètre soit toujours inférieur à ceux qui séparent les véritables vertèbres sacrées. Il y a donc au total 4 paires de trous sacrés ventraux, et même 5 si l'on compte cette première paire entre la dernière vertèbre lombaire et la première sacrée. Dorsalement, on distingue 4 paires d'orifices sacrés disposés en V en arrière des ailes des ilions ; plus en avant, dans la région lombaire, les orifices dorsaux sont beaucoup plus proches de la ligne axiale et se situent entre les ailes des ilions ; on remarquera qu'ils ne sont jamais aussi importants que ceux de *Gl. (P.) Harlani*.

Le canal rachidien prend une ampleur considérable dans la véritable région sacrée.

En arrière, le centrum de la dernière vertèbre du *synsacrum* se prolonge par deux processus ventraux, percés d'un canal à la base ; ils correspondent certainement à une hypapophyse double (c'est-à-dire à canal hémal ouvert) soudée à la dernière vertèbre sacrée et articulée avec la première caudale. On pourrait en inférer que, chez cette espèce (ou tout au moins chez l'exemplaire de Conocoto), la dernière sacrée est en réalité une caudale qui s'est soudée au sacrum ; cette hypothèse est d'ailleurs confirmée par le fait que la vertèbre en question est munie d'une neurépine individualisée, alors que celles des vertèbres antérieures forment une bande continue.

Les vertèbres caudales sont représentées par une série de 13 pièces dans l'exemplaire de Conocoto, où les plus postérieures ont été perdues. Il existe en outre un certain nombre de vertèbres isolées et quelques hypapophyses récoltées séparément. Dans l'ensemble la morphologie de ces pièces concorde avec celle des autres *Glossotherium s. l.* La seule différence importante concerne les hypapophyses des caudales antérieures. En relation avec ce que nous avons vu à propos de la dernière sacrée, la première caudale libre porte en avant des facettes hypapophysaires, et de plus sa propre hypapophyse (probablement ouverte ventralement) est soudée au corps vertébral, comme l'est celle de la dernière sacrée. Cette hypapophyse n'est pas ici complètement conservée, mais ses racines brisées sont significatives. Les vertèbres caudales suivantes portent comme de coutume, sauf les plus postérieures, des facettes hypapophysaires en avant et en arrière de leur centrum.

On voit donc que quelques caractères de la colonne vertébrale distinguent notre espèce de celles des autres sections de *Glossotherium*. Il serait cependant nécessaire d'en contrôler la constance par l'étude d'autres individus complets, car nous avons affaire ici à un groupe dont on connaît la variabilité en ce qui concerne en particulier la composition du sacrum.

LES CÔTES ET LE STERNUM. — De nombreuses côtes ont été retrouvées, ainsi que leurs éléments ventraux (ou sternaux). Je n'y vois pas de particularités importantes.

Le sternum paraît construit comme celui des autres *Glossotherium*. Notons cependant que le manubrium (fig. 17), dont je connais trois exemplaires, est assez variable dans sa forme. Il mesure 134 à 140 mm de long et ses proportions sont toujours plus larges que chez *Gl. robustum*. Son lobe antérieur, selon les cas, a la forme d'un trapèze plus ou moins étréci en avant ou même d'un rectangle curviligne. Les sternèbres suivantes portent une saillie ventrale où s'articulent les côtes, mais cette apophyse disparaît dans les pièces les plus postérieures.

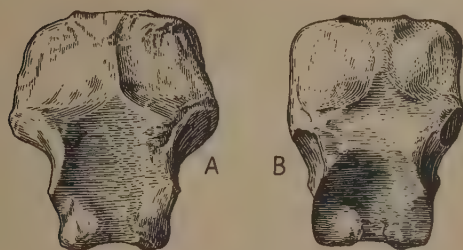


FIG. 17. — *Gl. (Oreomyodon) Wegneri* (SPILLM.).
Manubrium (1^{re} sternèbre). $\times 1/4$.

A : EPN, V. 111, Río San Pedro, Conocoto (Pichincha), coll. UC ; B : EPN, V. 110, La Cocha, Alangasi (Pichincha), coll. I. Kaplan, R. Hoffstetter.

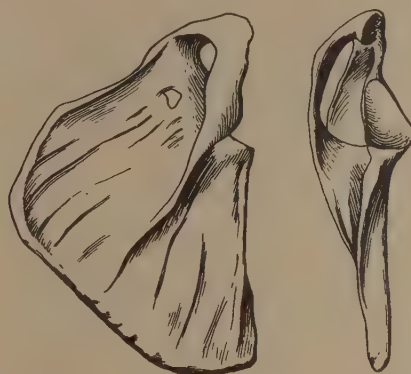


FIG. 18. — *Gl. (Oreomyodon) Wegneri* (SPILLM.).
EPN, V. 120. Omoplate droite du néotype. $\times 1/8$
environ. La Cocha, Alangasi (Pichincha). Coll. R.
Hoffstetter.

LE MEMBRE ANTÉRIEUR ET SA CEINTURE. — L'omoplate droite du néotype (V. 120) (fig. 18) de La Cocha est parfaitement conservée. Comparée à celle de *Gl. (P.) Harlani*, elle apparaît plus longue et moins large, ou plus exactement l'arc coracoïdo-acromial se projette davantage vers l'avant. L'épine, fort saillante, est inclinée vers la fosse infra-scapulaire (au contraire de ce qu'on observe chez *Choloepus*) ; son bord dorsal n'est pas aussi bien limité que dans l'espèce nord-américaine. La fosse supra-scapulaire est très ouverte et fortement concave, par suite du relèvement du bord cervical de l'os. Le bord spinal est plus longuement rectiligne, et l'angle formé avec le bord cervical est moins arrondi que chez *Paramylodon*.

Les dimensions de cette pièce sont les suivantes :

Longueur, depuis le bord externe de la cavité glénoïde jusqu'au bord spinal, le long de la base de l'épine : 292. — Longueur maxima, mesurée parallèlement à l'épine : 416. — Largeur maxima, mesurée parallèlement au bord spinal : 402. — Hauteur, du bord interne de la cavité glénoïde à la surface du processus acromial : 131. — Diamètres de la cavité glénoïde : 98×59 .

On observe quelque variabilité d'une pièce à l'autre dans les dimensions et la morphologie. On notera cependant que divers exemplaires de Punín, en majorité très incomplets, présentent une taille bien comparable à celle du néotype. C'est le cas, en particulier, d'une pièce presque entière de Chalán qui se superpose presque à celle de La Cocha ; on observe cependant une différence dans la forme de la cavité glénoïde qui mesure 100×47 , c'est-à-dire une largeur nettement moindre pour une longueur presque identique ; cela tient au fait que son bord externe est nettement moins saillant sur la face correspondante de l'os, ce qui a

sans doute, le sens d'une simple variation individuelle. L'animal pouvait cependant atteindre une taille plus grande, comme en témoigne un fragment d'omoplate trouvé à Llano Chico (V. 113) et dont la cavité glénoïde mesure 120 de longueur. Il faut d'ailleurs remarquer que d'autres fragments du même gisement sont aussi relativement grands, sans que je puisse en conclure à l'existence d'une espèce distincte, car ils concordent

presque avec un humérus incomplet trouvé à Punín. Si l'on étudie systématiquement tous les os récoltés, on est conduit à admettre, sur la base de l'un ou de l'autre, l'existence d'individus plus grands que la moyenne à Qüesaca, à Llano Chico, à Conocoto et à Punín, c'est-à-dire dans presque tous les gisements ; il faut donc supposer qu'il s'agit là de mâles qui atteignaient une taille un peu supérieure à celle des femelles.

La seule *clavicule* conservée (V. 110) a une longueur de 191 mm ; l'extrémité sternale atteint 49 mm de largeur maxima ; la facette scapulaire mesure 28 mm de plus grand diamètre.

L'*humérus* (fig. 19 D) comme il est de règle chez les *Glossotherium*, est relativement large, surtout à ses extrémités.

La tête articulaire est peu saillante et ne dépasse pratiquement pas la tubérosité majeure (trochiter) ; son grand axe est en direction antéro-postérieure. Le trochiter est puissant. La crête pectorale est bien marquée ; la crête deltoïde est bien saillante et très incurvée. L'extrémité distale forme une lame étalée ; l'épitrachée se prolonge sur le bord interne par une crête pronatoire terminée en pointe saillante. Sur le côté externe, l'épicondyle et la crête supinoire ont un contour plutôt arrondi, davantage que chez *Gl. robustum*. Il n'y a pas de perforation entépicondylienne. L'articulation distale est formée par une trochlée interne assez plane et par un condyle arrondi bien saillant. La face postérieure de l'os porte des crêtes mieux marquées que chez les formes de comparaison ; la partie distale est subplane ou plutôt légèrement concave, avec une cavité olécranienne peu marquée.



FIG. 19. — Mylodontidés équatoriens.

En haut, *Scelidotherium* (? *Scelidodon*) *Reyesi* nov. sp. La Carolina (Guayas), coll. R. Hoffstetter. A : EPN, V. 141, humérus droit, B : V. 140, radius droit ; C : V. 140, cubitus gauche. $\times 1/5$.

En bas, *Glossotherium* (*Oreonylodon*) *Wegneri* (SPILLM.). D : EPN, V. 110, humérus droit, La Cocha, Alangasi (Pichincha), E : V. 116, radius droit, Chalán, Punín (Chimborazo) ; F : V. 111, cubitus gauche, Conocoto (Pichincha) ; coll. I. Kaplan, R. Hoffstetter, Anonyme. $\times 1/5$.

Les principales dimensions, mesurées sur 5 pièces et sur quelques fragments, sont les suivantes :

Longueur, depuis le trochiter jusqu'au condyle radial : 356 à 398 (moy. 375). — Longueur, depuis la tête articulaire jusqu'à la gorge de l'articulation distale : 337 à 377 (moy. 354). — Largeur proximale, du trochiter

au trochin : 126 à 161 (moy. 140). — Distance du trochiter à l'extrémité de la protubérance deltoïde : 234 à 257 (moy. 243). — Largeur maxima distale, de l'épicondyle à l'épitrachée : 182 à 217 (moy. 204). — Largeur de l'articulation distale : 101 à 115 (moy. 106).

Ces dimensions concordent parfaitement avec celles données par A. Wagner [1860] pour l'humérus de Sisgún désigné comme *Callistrophus priscus*.

Le cubitus est représenté par une pièce complète, appartenant à un grand individu (V. 111) (fig. 19 F) de Conocoto, et par divers fragments.

Dans l'ensemble, l'os apparaît court, comme chez tous les *Glossotherium*, mais un peu moins que celui des autres sous-genres, *Glossotherium s. s.* et *Paramylodon*. En particulier l'apophyse coronoïde est relativement moins saillante et la partie distale de l'os est un peu moins raccourcie. L'olécrâne est plus carré que celui du *Gl. robustum* de R. Owen ; il ressemble davantage à celui de *Gl. (P.) Harlani*. L'articulation humérale est semblable à celle qu'on observe dans les formes de comparaison.

Les dimensions de cette pièce sont les suivantes :

Longueur maxima : 387. — Distance depuis l'extrémité du processus olécranien jusqu'au bec du processus coronoïde : 188. — Épaisseur depuis le bord postérieur de l'os jusqu'au bec du processus coronoïde : 146. — Largeur maxima (oblique) de l'articulation humérale : 116,5. — Largeur maxima de l'articulation distale : 48,5.

A l'appui de ce qui a été dit plus haut, on peut noter que le rapport entre la longueur et l'épaisseur atteint ici 2,65 contre 2,45 chez *Gl. (P.) Harlani* et 2,27 chez *Gl. (Gl.) robustum*.

Il convient de remarquer que cette pièce appartient à un individu particulièrement robuste. Il s'agit certainement d'un mâle (ce que confirme la morphologie de son bassin) et son cubitus, ici considéré, s'articule parfaitement avec l'un des plus grands humérus trouvés à Punín. Cependant, il faut admettre, pour la moyenne de l'espèce, des chiffres un peu plus faibles que ceux qui apparaissent dans la liste précédente.

Le radius (fig. 19 E) est connu par plusieurs pièces complètes et par des fragments.

Son aspect est court, mais moins que chez les deux autres sous-genres. En effet, dans l'espèce équatorienne,

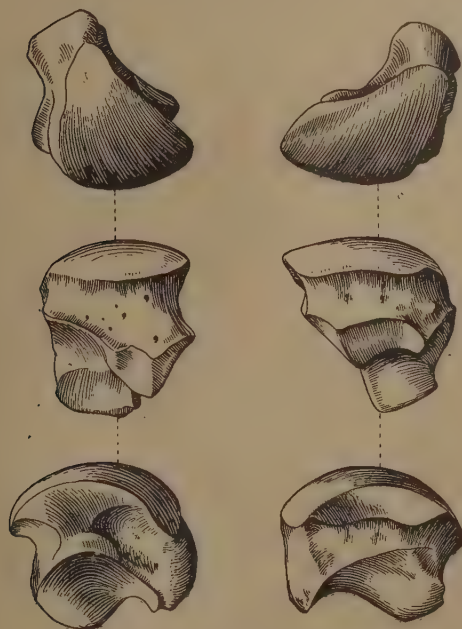


FIG. 20. — Mylodontidés équatoriens. Lunaires. $\times 1/2$.

A gauche : V. 759, ? *Scelidotherium Reyesi* nov. sp., lunaire droit, La Carolina (Guayas).
A droite : V. 800, *Gl. (Oreomyodon) Wegneri* (SPILLM.), lunaire gauche, Cusubamba (Cotópaxi).

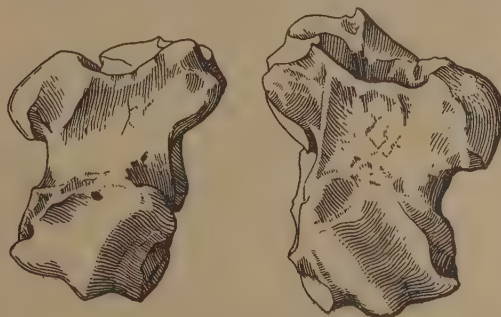


FIG. 21. — *Glossotherium (Oreomyodon) Wegneri* (SPILLM.).
Métacarpien III, $\times 1/2$.

A gauche : V. 120, néotype, La Cocha, Alangasi (Pichincha), coll. R. Hoffstetter.
A droite : V. 799, Hda Tesalia, N de La Paz (Carchi), coll. C. Reyes.

le col est plus grêle mais, par contre, la dilatation distale de l'os est aussi forte que dans les formes de comparaison. Les détails morphologiques sont très semblables à ceux qu'on observe chez les autres *Glossotherium* : la face postérieure (en pronation) est relativement lisse, l'antérieure est ornée de crêtes saillantes ;

le tubercule bicipital est bien marqué; le processus styloïde est très développé vers le bas. Les dimensions principales sont les suivantes :

Longueur maxima (oblique), du bord cubital de la cupule proximale à l'extrémité du processus styloïde : 267 à 285 (moy. 275). — Largeur proximale maxima : 59 à 68 (moy. 63). — Épaisseur proximale perpendiculaire : 48 à 54,5 (moy. 51). — Largeur distale maxima : 96,5 à 101 (moy. 99).

La considération des deux éléments osseux de l'avant-bras montre que chez les *Oreomyodon* ce segment était, relativement, un peu moins raccourci que celui des deux autres sous-genres.

De la *main* je connais : le scaphoïde, le lunaire (fig. 20), le grand os (3 exemplaires), le pisiforme, le métacarpien I + trapèze (2 ex.), le métacarpien III (3 ex.) (fig. 21), les 1^{re} et 2^e phalanges du doigt III, les phalanges unguéales des doigts I (2 ex.), II (3 ex.) et III (4 ex.), et aussi quelques sésamoïdes. Il m'est difficile de faire une comparaison de détail avec les autres espèces sud-américaines, par manque de matériel. Je noterai simplement que la remarque de Ch. Stock [1925, p. 190] selon laquelle R. Owen aurait interchangé, dans ses figures de *Gl. robustum*, le doigt II de la main avec le doigt III du pied, me paraît justifiée. Il semble bien que, chez *Oreomyodon* comme chez *Glossotherium* s. s. et *Paramylodon*, les griffes de la main étaient puissantes par rapport à celles du pied et que celles des doigts III et II étaient particulièrement développées.

LE BASSIN ET LE MEMBRE POSTÉRIEUR. — Du grand individu de Conocoto (V. 111) a été récolté un bassin presque entier qui s'est détruit à l'Université de Quito, mais qui a été reconstitué au Laboratoire de l'École Polytechnique (fig. 22). Il offre dans son ensemble un aspect compa-

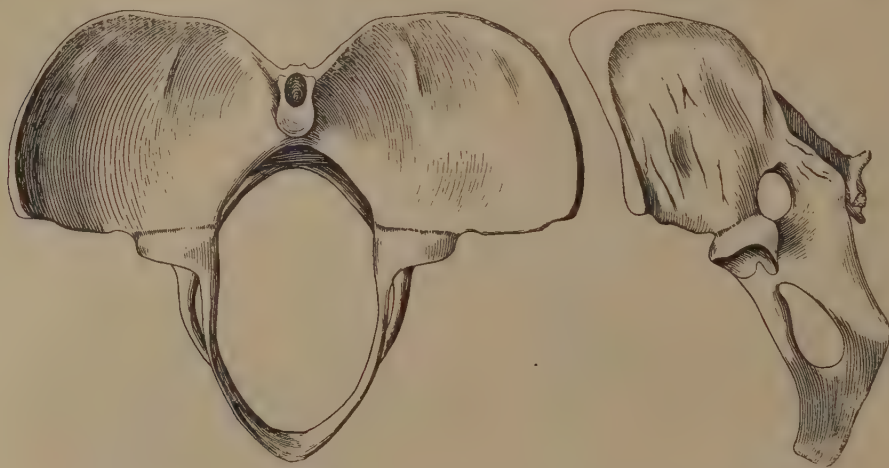


FIG. 22. — *Gl. (Oreomyodon) Wegneri* (SPILLM.). Bassin et sacrum d'un grand exemplaire mâle. UC, EPN, V. 111. $\times 1/12$ env. Río San Pedro, Conocoto (Pichincha).

nable à celui des autres représentants du genre. On note cependant que l'ilion est un peu plus carré à son angle antéro-externe. Le trou obturateur est plus allongé. Par ailleurs, l'ouverture pubienne de cet individu est nettement plus étroite que chez la pièce de *Gl. robustum* figurée par R. Owen. Je crois qu'une simple différence sexuelle peut rendre compte de ce fait, si l'on admet que l'exemplaire de Owen était une femelle, tandis que celui de Conocoto doit être un vieux mâle.

Les dimensions de l'exemplaire étudié sont les suivantes :

Largeur maxima, sur les ailes des ilions : 1.070. — Extension dorso-ventrale de l'ilion, mesurée parallèlement au plan de symétrie : 490. — Longueur du synsacrum : 465. — Diamètres internes de l'ouverture pubienne (dorso-ventral : 400; transversal : 315). — Diamètre entre les bords externes des cavités cotyloïdes : 603.

En dehors de cet échantillon, diverses pièces plus ou moins incomplètes ont été récoltées. Elles montrent que l'exemplaire de Conocoto se situe dans les tailles les plus fortes, ce que confirme d'ailleurs sa comparaison avec les divers fémurs connus.

Le fémur (fig. 23 A, B) est connu par diverses pièces, dont quatre complètes ou subcomplètes. Cet élément ressemble davantage à celui de *Gl. (Gl.) robustum* qu'à celui de *Gl. (P.) Harlani*. En particulier l'axe de l'os est beaucoup moins oblique sur sa surface distale que chez ce dernier, moins même que chez *Gl. robustum*.

L'os est élargi dans sa partie proximale. La tête articulaire ne présente pas de col bien marqué. Le grand trochanter est pratiquement à la même hauteur que la tête. La diaphyse est fortement étreinte près de l'épiphyse distale. Le second trochanter a un développement variable, mais se réduit pratiquement à une insertion musculaire rugueuse. Le condyle interne est très puissant ; par contre le condyle externe est moins développé antéro-postérieurement que dans les formes de comparaison. Dans son ensemble, la surface articulaire distale a cependant la même configuration et les mêmes rapports que chez celles-ci, avec une surface patellaire large et unie aux surfaces condyliques. Les principales dimensions sont les suivantes :

Longueur totale, de la tête articulaire au condyle interne : 442 à 472 (moy. 459). — Longueur, du grand trochanter au condyle externe : 438 à 472 (moy. 459). — Diamètre transversal de la tête articulaire à la base : 95 à 112 (moy. 105). — Largeur proximale : 205 à 235 (moy. 218). — Largeur minima de la diaphyse : 122 à 137 (moy. 128). — Largeur distale sur les épicondyles : 190 à 200 (moy. 194). — Largeur de la surface articulaire distale : 145 à 154 (moy. 151).

La rotule est représentée par un seul exemplaire (V. 800, fig. 24) trouvé en connexion avec le fémur correspondant à Cusubamba. La pièce est relativement forte et atteint pratiquement les dimensions moyennes données par Ch. Stock pour la grande espèce nord-américaine, *Gl. (P.) Harlani* ; c'est là un fait notable si l'on remarque que l'échantillon équatorien correspond à un fémur de 462 mm de long, tandis que celui de *Gl. (P.) Harlani* atteint 546,4 en moyenne. Cette pièce est relativement plus large que celle de *Gl. robustum* figurée par R. Owen, mais moins étendue vers le bas.

Elle répond aux dimensions suivantes :

Longueur maxima : 126. — Longueur, depuis le bord supérieur de l'articulation fémorale jusqu'au bord inférieur : 108,5. — Largeur maxima de l'articulation fémorale : 104,5. — Épaisseur maxima : 65.

J'ai pu observer les restes de 6 tibias (fig. 23 C), mais aucun n'est complet. Il m'est par suite

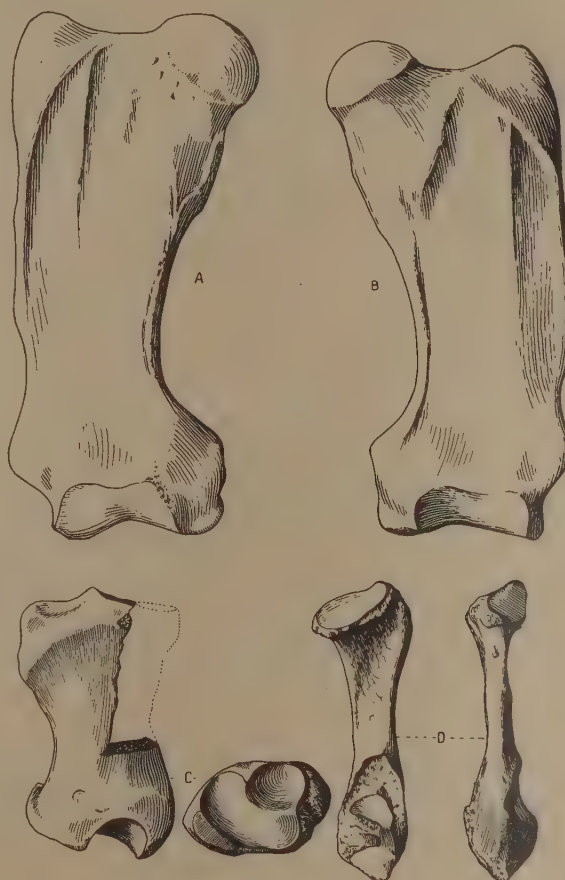


FIG. 23. — *Gl. (Oreomyiodon) Wegneri* (SPILLM.).

A : V. 793, fémur droit, face antérieure, Cusubamba (Cotopaxi) ; B : V. 110, fémur gauche, face antérieure, La Cocha, Alangasi (Pichincha) ; C : EPN, V. 2986, tibia droit, Chalán, Punín (Chimborazo), coll. J. Rivera ; D : EPN, V. 111, péroné gauche, Río San Pedro, Conocoto (Pichincha), coll. UC. $\times 1/6$.

impossible d'en faire une étude précise et même d'en donner les dimensions essentielles. Les échantillons ne paraissent cependant pas différer, par leur aspect et par leur articulation distale, de ceux des deux formes de comparaison. En ce qui concerne leur taille, il semble que, par rapport au fémur, ils sont un peu plus longs que ceux de *Gl. (P.) Harlani*, ce qui est d'ailleurs confirmé par la longueur de la fibula indiquée ci-après.

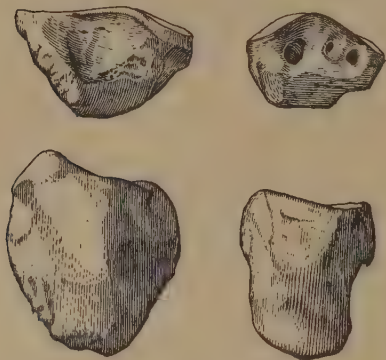


FIG. 24. — Mylodontidés équatoriens.
Rotules droites. $\times 1/4$ env.

A gauche : V. 800, *Gl. (Oreomyodon) Wegneri* (SPILLM.), Cusubamba (Cotopaxi).
A droite : V. 777, *Sc. (?) Scelidodon) Reyesi* nov. sp., La Carolina (Guayas).

la compare à celle de *Gl. (P.) Harlani*, qui n'atteint en moyenne que 263 mm, pour un animal de taille moyenne nettement plus forte. Il faut tenir compte du fait que l'exemplaire de Conocoto est apparemment un vieux mâle de grande taille. Cependant la longueur de son péroné est relativement importante. Il semble, si l'on rapproche cette observation de celles annotées à propos du cubitus, du radius et du tibia, que *Gl. (O.) Wegneri* ait eu des zygapodes relativement moins raccourcis que les autres sous-genres de *Glossotherium*.

Les éléments suivants du pied sont connus : calcanéum (incomplet), astragale (incomplète), cuboïde, naviculaire (fig. 25), métatarsiens III, IV, V et diverses phalanges. Comme je l'ai déjà dit à propos de l'extrémité antérieure, une étude détaillée nécessiterait des pièces de comparaison dont je ne dispose pas ici.

OSSICULES DERMiques. — Comme tous les autres représentants du genre, et peut-être de la sous-famille, le sous-genre *Oreomyodon* possédait dans le derme de nombreux ossicules de formes variées. On les trouve souvent isolés dans la cangahua, et parfois associés à divers éléments du squelette. Leur trouvaille peut même servir d'indice dans la recherche sur le terrain ou dans la poursuite des excavations.

Un exemplaire de *péroné* (fig. 23 D), celui du grand individu de Conocoto, a le même style que celui de *Gl. robustum* ; mais il montre une diaphyse plus grêle et il est élargi plus brusquement aux épiphyses. La facette tibiale supérieure est étendue. Les facettes articulaires distales ne sont pas complètement séparées comme chez *Gl. robustum*, ni complètement contiguës comme chez *Gl. (P.) Harlani*, mais elles sont réunies par un isthme, du côté interne.

Les dimensions sont les suivantes :

Longueur totale : 273. — Épaisseur maxima proximale (antéro-postérieure) : 88. — Épaisseur minima de la diaphyse : 37,5. — Largeur minima de la diaphyse (transversale) : 21. — Largeur distale : 60. — Épaisseur distale : 62.

Ces dimensions indiquent une pièce relativement longue, si on

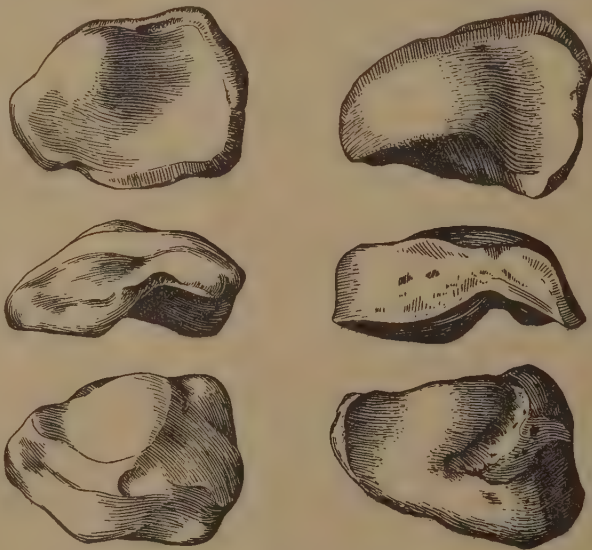


FIG. 25. — Mylodontidés équatoriens. Naviculaire gauche. $\times 1/2$.

A gauche : V. 110, *Glossotherium (Oreomyodon) Wegneri* (SPILLM.), La Cocha, Alangasi (Pichincha). A droite : V. 763, *Scelidodon (?) Scelidodon) Reyesi* nov. sp., La Carolina (Guayas).

D. MYLODONTIDAE SCOLIDOTHERIINAE

La vue d'ensemble des Scélidothérinés actuellement connus est plus confuse encore que celle des Mylodontinés.

Il s'agit cette fois d'une sous-famille dont toute l'évolution a eu lieu en Amérique du Sud et qui, apparemment, n'a pas participé aux migrations vers le Nord. On en connaît des types précurseurs à partir du Santacruzien, dans le Miocène de la Patagonie, mais le groupe n'est bien individualisé qu'au Miocène supérieur et dans les niveaux suivants.

Une révision d'ensemble de la sous-famille serait absolument nécessaire pour arriver à une conception précise de sa classification naturelle. G. G. Simpson [1945] n'y admet qu'un seul genre, *Scelidotherium* OWEN 1840. Il semble cependant que des divisions s'y imposent, mais elles n'ont peut-être qu'une valeur subgénérique. Quoi qu'il en soit, il est encore trop tôt pour pouvoir se prononcer à ce sujet. Provisoirement, j'admettrai avec G. G. Simpson qu'au moins dans le Pléistocène qui nous intéresse ici, toutes les formes peuvent être réunies sous la même rubrique générique. En conséquence je considérerai comme des sous-genres les coupures supra-spécifiques qui apparaissent dans la sous-famille.

Le Pléistocène d'Argentine, et plus précisément le Pampéen supérieur (Bonaérien), a fourni le génotype, *Scelidotherium leptcephalum* OWEN 1840, qui est l'espèce classique la mieux connue, grâce aux descriptions de R. Owen [1840, 1857 *part.*], de P. Gervais [1855], de H. Burmeister [1879, 1881] et de R. Lydekker [1886, 1894]. C'est en même temps le type du sous-genre *Scelidotherium s. s.*, si l'on admet des coupures subgénériques dans les formes de ce groupe. Il faut sans doute placer dans le même sous-genre l'espèce un peu plus ancienne, du Pampéen moyen (Belgranien), *Sc. (Scelidotherium) Bravardi* LYDEKKER 1886. Il existe en outre de petites formes, comme *Sc. Floweri* AMEGHINO 1881, qui sont encore mal connues.

En 1881 [p. 307], F. Ameghino a séparé des formes précédentes, sous le nom de *Scelidodon*, un groupe évidemment parent, mais présentant des différences indéniables. Certains auteurs ont refusé cette coupure ; la majorité l'admet cependant comme sous-genre de *Scelidotherium*. Dans cette conception, le subgénotype est une petite espèce très incomplètement connue, *Sc. (Scelidodon) Copei* (AMEGHINO 1881) du Pampéen inférieur (Ensénadien) de la province de Buenos-Aires. Mais la diagnose du sous-genre est pratiquement basée sur une grande espèce du même niveau et du même habitat, *Sc. (Scelidodon) Capellinii* H. Gervais et AMEGHINO 1880, qui correspond au *Scelidotherium magnum* de Bravard (*nomen nudum*). Selon F. Ameghino [1889], ce sous-genre se caractérise surtout par son prémaxillaire très court, presque rudimentaire, qui s'oppose à la très grande longueur du même élément chez le type de *Scelidotherium*. L. Kraglievich [1925] précise les différences entre *Scelidotherium* et *Scelidodon* ; le premier, plus évolué que le second, se caractérise par l'atrophie du 1^{er} doigt de la main, l'étrécissement du museau, le prognathisme accentué du maxillaire, l'hypertrophie du prémaxillaire, la construction particulière de la mandibule et la forme des molaires. La plupart des auteurs placent généralement dans le sous-genre *Scelidodon* de petites formes comme *Sc. (Scelidodon) patrium* AMEGHINO 1888, qui est typiquement du Pliocène supérieur (Hermoséen), mais qui atteindrait l'Ensénadien selon F. Ameghino. On peut aussi citer *Sc. (Scelidodon) Rothi* (AMEGHINO 1908), qui provient du Chapadmalien, étage que certains placent au sommet du Pliocène, tandis que d'autres en font la base du Quaternaire. En fait, A. Bordas [1935] a séparé toutes ces formes hermoséennes et chapadmalienues dans un nouveau genre, *Proscelidodon* ; mais il n'a pas désigné de génotype et la diagnose est bien peu précise ; en outre les espèces qu'il y inclut comprennent des types très variés, puisqu'on y relève par exemple *P. Wingei* (KRAGLIEVICH) du Brésil, dont l'humérus n'a pas

de foramen entépicondylien ; il est difficile dans ces conditions d'accepter la création proposée par A. Bordas.

Enfin L. Kraglievich a créé pour une autre forme du Chapadmalien, *Sc. Parodii* KRAGLIEVICH 1925, le sous-genre *Scelidotheridium* qui serait une transition entre les deux précédents ; de son côté A. Cabrera [1939] a séparé génériquement de *Scelidodon* une autre espèce pliocène, *Elassotherium altirostre*, à cause de son rostre élevé et de sa taille réduite.

Les types pléistocènes décrits plus à l'W, en Bolivie et au Chili, appartiennent au sous-genre *Scelidodon*. Il s'agit de *Sc. (Scelidodon) chiliense* LYDEKKER 1886, *Sc. (Scelidodon) tarijense* H. Gervais et AMEGHINO 1880 et *Sc. (Scelidodon) bolivianum* PHILIPPI 1893. Les synonymies n'en sont pas encore complètement éclairées. *Sc. tarijense* présente quelque analogie avec *Sc. Capellini* du Pampéen, mais F. Ameghino note des différences nettes entre les deux espèces. De son côté, I. Sefve [1915] admet une possible identité entre *Sc. chiliense* et *Sc. bolivianum*.

La faune pléistocène du Brésil oriental nous place en face de l'ensemble le plus confus en ce qui concerne les Scélidothérinés. P. W. Lund [1839-1845] a créé un grand nombre d'espèces sur du matériel de cette sous-famille, parfois réuni à des pièces de groupes différents, et il a distribué ces espèces dans des genres très divers. De leur côté, P. Gervais [1874, 1877], Trouessart [1898, 1904] et Poche [1904] ont plutôt ajouté à la confusion en créant de nouveaux genres dont les génotypes sont généralement mal définis. En 1915, H. Winge a mis un peu d'ordre en établissant des synonymies, d'ailleurs difficiles à contrôler dans le détail. En définitive, l'auteur danois groupe toutes les formes antérieures dans deux espèces auxquelles il attribue les noms de *Catonyx giganteus* (LUND 1839) et *Scelidotherium magnum* BRAVARD-BURMEISTER.

On peut admettre les synonymies proposées par H. Winge, établies à partir du matériel original, et par conséquent les deux espèces qu'il a reconnues ; mais la nomenclature utilisée pour les désigner est fort discutable. Toutes deux peuvent être placées dans le genre *Scelidotherium* s. l. Dans les deux cas la mandibule est de type *Scelidodon*. Mais les deux espèces brésiliennes présentent d'importants caractères différentiels qui ne permettent pas de les faire entrer dans ce sous-genre, créé pour des formes australes.

La seconde espèce séparée par H. Winge a été attribuée par lui à l'espèce pampéenne *Sc. magnum* BRAVARD 1857, décrite plus tard par Burmeister en 1886. Tout d'abord *magnum* est un *nomen nudum* appliqué à une espèce qui entre temps a reçu le nom de *Capellini* H. Gervais et AMEGHINO 1880, lequel a priorité sur la description de H. Burmeister (1886). D'autre part, comme l'a souligné L. Kraglievich, cette dernière espèce ne peut être confondue avec celle du Brésil qui possède un humérus sans foramen entépicondylien, ce qui est un cas unique parmi les Scélidothérinés. Pour cette raison, L. Kraglievich a proposé en 1925 d'attribuer à celle-ci le nom de *Scelidodon Wingei*. Mais en fait l'espèce de Lagoa Santa avait reçu antérieurement toute une série de noms spécifiques ; il faut en retenir le plus ancien qui serait, d'après la synonymie de H. Winge [1915, p. 274 et p. 295], « *Megalonyx* » *Cuvieri* LUND 1839. Mais il y a plus ; le caractère si particulier de l'humérus justifie pour cette espèce une coupure de rang plus élevé, au moins subgénérique. D'après H. Winge, les noms de genres fondés sur l'espèce ou ses synonymes sont les suivants :

- *Sphenodon* LUND 1840 (part.) nec *Sphenodon* GRAY ; basé sur *Sphenodon* sp., dans lequel ont été inclus des jeunes des deux espèces brésiliennes.
- *Platyonyx* LUND 1842 ; génotype : *P. Oweni* LUND 1842, synonyme de « *Megalonyx* » *Cuvieri*.
- *Valgipes* Gervais 1874 ; génotype : *V. deformis* Gervais 1874, synonyme de « *Megalonyx* » *Cuvieri*.
- *Catonyx* AMEGHINO 1891 ; proposé pour remplacer *Platyonyx* LUND, préemployé, mais avec désignation d'un génotype : *Platyonyx Brongniarti* LUND 1842, synonyme de « *Megalonyx* » *Cuvieri*.
- *Matschiella* Poche 1904 ; proposé pour remplacer *Sphenodon* LUND, préemployé, mais avec désignation d'un génotype : « *Megalonyx* » *minutus* LUND 1839, synonyme de « *Megalonyx* » *Cuvieri*.

- *Sphenodontherium* TROUSSERT 1904 ; proposé pour remplacer *Sphenodon* LUND, préemployé, mais avec désignation d'un génotype : « *Megalonyx* » *minutus* LUND 1839, synonyme de « *Megalonyx* » Cuvieri.

De toute cette liste, *Sphenodon*, appliqué antérieurement à un Rhynchocéphale, et *Platonyx*, attribué d'abord à un Insecte, sont irrecevables. Il apparaît donc que le nom valable, pour désigner le sous-genre de l'espèce Cuvieri, est *Valgipes* Gervais, fondé sur un calcanéum incomplet¹. En conséquence l'espèce en question sera désignée ici comme *Scelidothierium* (*Valgipes*) Cuvieri (LUND 1839). Une étude plus précise dira s'il y a lieu d'élever par la suite *Valgipes* au rang de genre.

En ce qui concerne l'autre espèce brésilienne, désignée par H. Winge comme « *Catonyx* » *giganteus* (LUND), elle présente également des caractères très particuliers. A la mâchoire supérieure les dents se singularisent par l'importance du sillon interne des intermédiaires et surtout par la présence d'un lobule antéro-interne sur la première qui acquiert un aspect trilobé ; de plus les os des membres et des extrémités sont remarquablement grêles pour le groupe et l'on y note diverses particularités dans la morphologie de détail. Le premier nom spécifique attribué à ses restes est « *Myrmecophaga* » *gigantea* LUND 1839, selon H. Winge ; il doit donc être retenu. Mais de plus les caractères précédents conduisent à placer l'espèce dans un sous-genre particulier. *Catonyx* AMEGHINO 1891, adopté par H. Winge, ne peut être accepté car son génotype est, selon Winge lui-même, synonyme des espèces types de *Valgipes* et de *Platonyx* ; il ne peut d'ailleurs y avoir de doute à ce sujet puisque Ameghino, en 1889, définissait *Platonyx* par l'absence de foramen entépicondylien et qu'il a proposé plus tard *Catonyx* pour remplacer ce dernier nom. *Matschiella* et *Sphenodontherium* ne conviennent pas davantage : ils ont été proposés pour remplacer *Sphenodon* LUND, lequel comprenait à la fois des jeunes de *Sc. Cuvieri* et de *Sc. giganteum* ; mais pour l'un et l'autre, l'espèce type désignée est « *Megalonyx* » *minutus* LUND qui, selon H. Winge, est synonyme de *Sc. Cuvieri* et entre donc dans le sous-genre *Valgipes*. Il en résulte qu'aucun nom valable n'a été proposé, qui puisse inclure l'espèce considérée. En conséquence je propose, pour la recevoir, le sous-genre *Parascelidodon* subgen. nov., avec comme subgénotype « *Myrmecophaga* » *gigantea* LUND 1839 (*part.*), redécrit par H. Winge [1915] sous le nom de « *Catonyx* » *giganteus*. Par suite l'espèce en question sera désignée comme *Scelidothierium* (*Parascelidodon*) *giganteum* (LUND 1839). Là encore, l'avenir dira s'il y a lieu de le maintenir dans le genre *Scelidothierium* ou d'élever *Parascelidodon* au rang de genre.

Pour résumer l'aperçu antérieur, je donne ci-après une clé qui permet de distinguer 4 sous-genres dans les Scélidothérinés du Pléistocène sud-américain. Je n'y ai pas considéré les faunes chapadmalienues que beaucoup d'auteurs placent dans le Pliocène.

Genre *Scelidothierium* OWEN 1840.

- * Humérus sans perforation entépicondylienne. : s.-g. *Valgipes* Gervais 1874.
- * Humérus avec perforation entépicondylienne.
 - + première dent supérieure trilobée ; os des membres et des extrémités relativement grêles s.-g. *Parascelidodon* nov.
 - + première dent supérieure elliptique ou ovale allongée ; os des membres et des extrémités élargis,
 - prémaxillaire réduit, mandibule relevée dans sa région symphysaire s.-g. *Scelidodon* AMEGHINO 1881.
 - prémaxillaire très allongé, premier doigt de la main atrophié. s.-g. *Scelidothierium* OWEN 1840.

1. Cette pièce, figurée par P. Gervais [1874, pl. V, fig. 4-7], est conservée dans les collections du Muséum national de Paris (MPP, n° 7384).

Scelidotherium (? *Scelidodon*) *Reyesi* sp. nov.

Fig.-texte 19-20 et 24-29; Pl. I, fig. 9-10 et Pl. II, fig. 7-7 a.

- = *Mylodon* sp. SPILLMANN [1938, p. 376].
- = *Mylodon gigante* sp. nov. SPILLMANN [1942].
- = *Mylodon medio* sp. nov. SPILLMANN [1942].
- = *Mylodon enano* sp. nov. SPILLMANN [1942].
- = *Scelidotherium* sp. HOFFSTETTER [1948c, p. 34-36, pl. VII-VIII].
- = *Mylodon* (diverses espèces) SPILLMANN [1948, p. 236-237].

MATÉRIEL. — *Type* : Branche mandibulaire gauche adulte, incomplète postérieurement, brisée au niveau de M_4 : EPN, V. 137. [R. Hoffstetter, 1948 c, pl. VII, fig. A, pl. VIII, fig. A] (et ici fig. 25 A).

Paratypes : Une série de pièces appartenant probablement à un même individu :

1 vertèbre dorsale, 7 caudales, 1 fragment de côte, clavicule droite, humérus droit incomplet, 2 radius, 2 cubitus, pyramidal gauche, scaphoïde gauche, métacarpien IV gauche, 2 métacarpiens II, métacarpien I (+ trapèze) gauche, phalange unguéale du doigt III antérieur, 2 rotules, astragale gauche, naviculaire gauche, métatarsien V gauche, doigt III postérieur (voir fig. 19, 24, 25, 27, 29).

- V. 865 : Un maxillaire droit adulte incomplet avec M^1 - M^3 (fig. 26 B).
- V. 859 : Un maxillaire droit adulte incomplet avec M^1 - M^4 (fig. 26 B et Pl. II, fig. 7-7 a).
- V. 849 : Un fragment de maxillaire droit très jeune, avec les 5 dents (fig. 26 B).
- V. 858 : Un maxillaire gauche, encore plus jeune, avec les 5 dents.
- V. 136 : Une branche mandibulaire droite, non adulte, incomplète avec 3 alvéoles et un fragment de M_4 .
- V. 135 : Une branche mandibulaire droite, jeune, avec les 4 dents (fig. 26 C).
- V. 850 : Une branche mandibulaire droite très jeune avec les 4 dents (fig. 26 C).
- V. 861 : Un fragment de branche mandibulaire droite, avec M_1 - M_3 et M_4 brisée (fig. 26 C).
- V. 851 et 862 : Deux M_4 gauches (fig. 26 C). UCZ : Un fémur droit (fig. 28).
- V. 141 : Un humérus droit (fig. 19 A), V. 129 : Un calcanéum gauche (fig. 29 B).
- V. 759 : Un lunaire droit (fig. 20).¹ V. 755 : Un métatarsien IV gauche (fig. 29 C).

Matériel rapporté à la même espèce : Adultes : fragments d'omoplate, d'humérus, de fémur ; vertèbres, sternèbre et diverses phalanges.

Jeunes : mandibules et dents isolées ; humérus, radius, fémur, clavicules, phalanges.

GISEMENT ET NIVEAU GÉOLOGIQUE. — Toutes les pièces précédentes proviennent du gisement de La Carolina (34) du Pléistocène supérieur (Carolinien).

GÉNÉRALITÉS. — On ne connaît jusqu'à présent aucun reste de *Scelidotherium* dans les gisements de la Sierra équatorienne. Par contre un représentant de ce genre a vécu au Pléistocène supérieur sur la côte Pacifique et y a laissé de nombreux restes dans la *tierra brea* de La Carolina et dans les sables bruns supérieurs. C'est à cet animal et à ses formes juvéniles que se rapportent les divers « *Mylodon* » signalés par F. Spillmann [1938, 1942 et 1948] dans ses listes de la faune de La Carolina. J'ai pu m'en rendre compte d'après les étiquettes de sa collection. Ce sont ces mêmes restes que j'ai attribués en 1948 à une espèce unique de *Scelidotherium*, établissant ainsi pour la première fois l'existence du genre dans la faune fossile équatorienne.

Étant donné que l'espèce équatorienne a vécu dans la zone chaude et basse, et n'est aucunement représentée dans les gisements d'altitude, on aurait pu croire qu'elle s'apparenterait avec l'une des formes tropicales du Brésil, plutôt qu'avec celles d'Argentine ou de Bolivie. Nous verrons qu'il n'en est rien : le fossile équatorien se distingue bien des sous-genres *Valgipes* et *Parasceli-*

1. Attribution très probable, mais non certaine, à cette espèce.

dodon par ses caractères dentaires et squelettiques ; par contre il s'accorde avec *Scelidodon* d'une façon satisfaisante bien que certains de ses caractères rappellent plutôt *Scelidothierium* s. s. Seule la connaissance d'un crâne complet permettra de choisir définitivement entre ces deux derniers sous-genres. Par ailleurs il est évident que la forme considérée doit représenter une espèce particulière, étant donné d'abord ses exigences écologiques qui l'ont confinée dans la zone tropicale et l'ont empêchée d'atteindre la partie andine, tandis que tous les autres *Scelidodon* ou *Scelidothierium* s. s. connus sont des animaux de climats tempérés ou froids. Nous verrons que quelques caractères morphologiques viennent confirmer cette supposition. En conséquence je lui attribue le nom de *Scelidothierium* (? *Scelidodon*) *Reyesi*¹ sp. nov.

Il faut remarquer que les restes de cette espèce, recueillis à La Carolina, comprennent une proportion inusitée de pièces juvéniles. C'est la raison pour laquelle F. Spillmann [1942] avait cru pouvoir y distinguer trois espèces, l'une géante, l'autre moyenne et la troisième naine. Mais on note immédiatement que les maxillaires et mandibules de petite taille portent des dents tronconiques qui empêchent de les attribuer à des adultes ; de même les os des membres les plus petits sont dépourvus d'épiphysses ; par contre, toutes les pièces de caractère adulte concordent entre elles par leurs dimensions. Il est donc légitime de placer tout cet ensemble sous le même nom spécifique.

DESCRIPTION. LE MAXILLAIRE ET LA DENTITION SUPÉRIEURE. (fig. 26 B et Pl. II, fig. 7-7 a). — Le crâne est encore à peine connu, puisqu'il n'est représenté que par des maxillaires de divers âges, tous plus ou moins incomplets. Il est par suite impossible de faire une comparaison complète avec les autres formes du genre et en particulier d'étudier la région prémaxillaire, qui est si significative pour distinguer les sous-genres *Scelidothierium* et *Scelidodon*.

Les divers maxillaires indiquent que l'animal atteignait une taille un peu supérieure à celle de l'exemplaire de *Sc. leptcephalum* figuré par R. Owen [1857].

En effet les 3 premiers alvéoles d'une pièce adulte mesurent 78 mm de long et surpassent ainsi de 10 % la dimension correspondante de l'espèce de comparaison. Le palais est bombé dans le sens longitudinal ; il est très épais et atteint 25 mm d'extension verticale sur la suture maxillaire médiane ; il est enfin remarquablement étroit, et ceci proportionnellement plus chez les adultes que chez les jeunes. Sa largeur minima, mesurée entre les alvéoles de M², ne dépasse pas

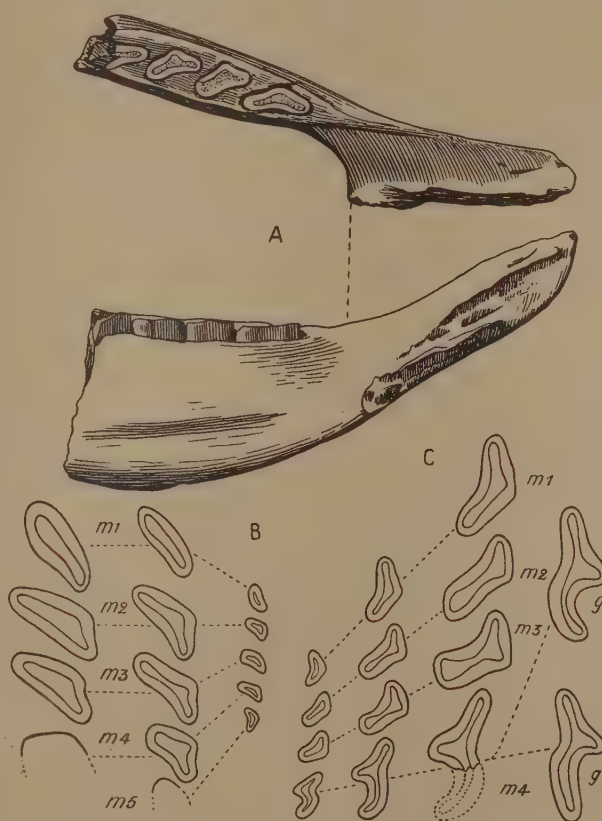


FIG. 26. — *Scelidothierium* (*Scelidodon*) *Reyesi* nov. sp.

A : EPN, V. 137, type, branche mandibulaire gauche, $\times 1/3$, El Corralito, près La Carolina (Guayas) ; B : V. 865, 859, 849, dents supérieures droites à différents âges, $\times 1/2$, La Carolina (Guayas) ; C : V. 850, 135, 861, 851, 862, dents inférieures, $\times 1/2$, La Carolina et El Corralito (Guayas).

1. Dédié à mon collaborateur Claudio REYES, du Laboratoire de Paléontologie de l'École Polytechnique nationale de Quito.

$12,5 \times 2 = 25$ mm ; c'est là un caractère qui indique un crâne très comprimé latéralement, et qui rappelle *Scelidothorium s. s.* plus que *Scelidodon*, mais il n'est pas prouvé qu'il ait été accompagné d'un grand développement prémaxillaire, car nous verrons que la symphyse mandibulaire n'est pas aussi longue que celle de *Scelidothorium s. s.* Le conduit infra-orbitaire débouche en avant au-dessus de M^3 . Il est généralement simple et ample. Cependant on observe un dédoublement chez V. 859, où il existe deux conduits parallèles, le supérieur débouchant plus en avant que l'inférieur.

La première dent, M^1 , a une forme ovale, avec la partie postéro-interne un peu étrécie. Elle peut atteindre jusqu'à 29,6 comme grand diamètre oblique. Par sa forme elle ressemble à celle de *Scelidothorium s. s.* ou de *Scelidodon*, mais elle diffère nettement de *Parascelidodon* où la dent homologue est trilobée, et même de *Valgipes* chez lequel on observe une ébauche d'un lobe antéro-interne.

M^2 est aussi très comprimée, mais elle s'élargit sur son bord interne, lequel ne porte cependant pas de sillon ; le grand diamètre atteint au maximum 30,5. On trouve une forme semblable chez *Scelidothorium s. s.* et *Scelidodon*. Chez *Parascelidodon*, la dent est beaucoup moins développée transversalement et son flanc interne est profondément sillonné. Chez *Valgipes*, la même pièce prend un aspect nettement trilobé, très caractéristique.

M^3 est également comprimée. Elle a un aspect analogue à celui de la dent précédente, mais avec une ébauche de sillon sur sa face interne. Elle atteint au maximum 29 mm de grand diamètre. Sa forme est assez semblable à celle observée chez les sous-genres argentins et chez *Valgipes*, bien que le sillon soit plus marqué chez *Scelidodon*. Il est encore plus accusé chez *Parascelidodon*.

M^4 ressemble à la dent homologue de *Scelidothorium s. s.* et de *Scelidodon* mais elle est plus tronquée du côté antéro-externe.

M^5 n'est connue que par des exemplaires très jeunes, dont le fût est encore tronconique. Elle ne paraît pas très distincte de celle des divers sous-genres de *Scelidothorium s. l.*

En résumé le maxillaire et la dentition supérieure sont clairement distincts de ceux des sous-genres brésiliens. Les caractères observés concordent, au contraire, avec ceux qui ont été décrits en Argentine et même l'étroitesse du palais s'accorde surtout avec *Scelidothorium s. s.*

LA MANDIBULE ET LA DENTITION INFÉRIEURE (fig. 26 A, C et Pl. I, fig. 9-10). — La mandibule est représentée, en particulier dans le matériel réuni par F. Spillmann, par une série de pièces qui comprend des exemplaires jeunes et même très jeunes et aussi quelques adultes ou subadultes.

Dans les pièces adultes, dont le type de l'espèce, les 3 premiers alvéoles occupent une longueur de 80 mm, tandis que cette dimension reste au-dessous de 70 dans l'exemplaire de *Sc. leptcephalum* figuré par R. Owen [1857]. Nous arrivons donc à la conclusion antérieure, selon laquelle *Sc. Reyesi* atteignait une taille un peu supérieure à celle de l'espèce type du genre.

La partie postérieure de la mandibule est incomplètement connue, et seulement chez les pièces juvéniles (Pl. I, fig. 9-10), de sorte que les petites différences observées dans la comparaison avec *Sc. leptcephalum* peuvent être imputées à l'âge.

Le corps mandibulaire, dans les pièces jeunes, est relativement bas et très renflé latéralement ; il devient ensuite, chez les adultes, aplati sur les deux flancs, interne et externe. Sa hauteur, mesurée du côté externe, ne dépasse pas 79 mm. Il porte, comme de coutume, un orifice postéro-externe du canal dentaire, placé sous la base du processus coronoïde.

La région symphysaire est assez particulière. Elle est moins allongée que chez *Sc. leptcephalum*. En effet, la longueur prédentaire mesure 130 mm chez le type de *Sc. Reyesi* pour une longueur des trois premiers alvéoles égale à 80, ce qui donne un rapport de 1,6 entre les deux dimensions. Ce même rapport atteint 2,6 chez *Sc. leptcephalum* d'après les figures de R. Owen, et 2,9 chez *Sc. Bravardi* d'après celles de R. Lydekker ; il reste, au contraire voisin de 1,6 chez *Scelidodon patrius* et *Scelidodon Capellinii* autant qu'on en puisse juger par les figures de F. Ameghino ; les figures de I. Sefve [1915] donnent un peu plus de 1,8 pour le *Scelidodon* de Tarija et environ 1,6 pour celui de Ulloma. Il y a là un caractère important qui indique que le museau de l'espèce équatorienne était moins allongé que celui des vrais *Scelidothorium* ; c'est la raison pour laquelle je la classe provisoirement dans le sous-genre *Scelidodon*. Par ailleurs toute la partie prédentaire de la mandibule s'élève au-dessus du plan alvéolaire. C'est un autre caractère de *Scelidodon* que nous trouvons chez *Reyesi*, bien que

cette espèce présente quelques particularités : on n'y observe pas, comme chez les *Scelidodon* classiques, une dépression du bord alvéolaire en avant de la première dent ; d'autre part, le bord symphysaire antérieur n'est pas fortement concave vers le bas, comme cela a lieu chez *Sc. Capellinii* ou *Sc. tarijensis* par exemple. La forme de cette région paraît varier avec l'âge ; en particulier la symphyse est plus courte et plus relevée en avant chez les jeunes que chez les adultes. Le flanc externe porte un *foramen mentale* bien marqué, souvent accompagné par des orifices secondaires.

M₁ ressemble beaucoup à la dent homologue des autres membres de la famille. Elle dessine un ovale étroit qui aurait été plié en son milieu, de sorte que le côté interne est concave et que le bord externe est subanguleux. Le plus grand diamètre peut atteindre jusqu'à 31,5.

M₂ est comprimée dans le sens antéro-interne-postéro-externe. Son flanc externe n'est pratiquement pas sillonné, ce qui distingue l'espèce équatorienne de *Valgipes*, tandis que la morphologie des 3 autres sous-genres est semblable à celle de notre espèce. Le plus grand diamètre (oblique) observé est de 31,2.

M₃ est également développée en direction oblique et dépourvue de sillon sur son flanc externe, ce qui rappelle *Scelidodon*, tandis que les 3 autres sous-genres présentent un sillon bien net. Le diamètre maximum peut atteindre 28,5.

M₄ montre la morphologie classique connue dans tout le groupe. Le lobe postérieur présente quelque variation dans sa courbure, comme on l'observe aussi chez d'autres espèces. La dent atteint un maximum de 41 mm comme dimension antéro-postérieure.

On voit, en résumé, que la mandibule conduit plutôt à inclure l'espèce équatorienne dans le sous-genre *Scelidodon*, mais celle-ci présente quelques caractères propres qui la distinguent des formes jusqu'à présent décrites.

LA COLONNE VERTÉBRALE ET LE STERNUM. — Les vertèbres cervicales sont inconnues.

Les vertèbres dorsales ont le même style que celles de *Glossotherium*, mais montrent des différences assez nettes. En premier lieu le centrum présente, même dans la région dorsale antérieure, deux cavités au fond desquelles s'ouvrent des trous nourriciers assez petits ; dans les dernières vertèbres, ces mêmes cavités se continuent par des canaux amples qui viennent déboucher sur le plancher rachidien, rappelant ainsi la disposition connue chez les vertèbres lombaires de *Glossotherium*. Par ailleurs, les diverses vertèbres dorsales connues présentent toutes, entre les zygapophyses, une face articulaire supplémentaire médiane toujours bien développée, alors que cette disposition est exceptionnelle chez *Glossotherium* et n'atteint pas le même développement.

Le sacrum est inconnu.

Les vertèbres caudales sont également semblables à celles de *Glossotherium*, dont elles ne diffèrent que dans le détail. Les métapophyses sont plus saillantes latéralement, les zygapophyses sont plus étroites. Les apophyses transverses sont moins aplaties ; particulièrement dans la région moyenne de la queue, elles conservent la forme de baguettes subcylindriques et sont fortement dirigées vers l'arrière et vers le bas. La face inférieure du centrum montre des faces articulaires hypapophysaires petites, qui n'existent pas en avant du corps de la première vertèbre caudale.

Quelques fragments de côtes, ainsi que deux segments ventraux (ou sternaux), présentent le même style que chez *Glossotherium*, mais sont plus étroits. Une sternèbre moyenne ne soulève pas non plus d'observation importante.

LE MEMBRE ANTÉRIEUR ET SA CEINTURE. — L'*omoplate* n'est connue que par un fragment avec la cavité glénoïde ; celle-ci mesure 90 × 46,5. La pièce se distingue de celle de *Glossotherium* par l'étroitesse de la fosse sous-épineuse au voisinage de la cavité glénoïde. Au contraire, la partie sus-épineuse apparaît très large et la perforation coraco-scapulaire est plus éloignée de l'épine de l'omoplate. Le contour général de l'os est inconnu.

La *clavicule* est représentée par une pièce subadulte, sans épiphyse acromiale, de 207 mm de

long, et par une autre de 103, appartenant à un jeune. Le style en est tout différent de celui de *Glossotherium*. L'os est aplati antéro-postérieurement, avec un bord inférieur convexe, et l'extrémité sternale forme une tête saillante vers l'arrière.

L'humérus est connu par un exemplaire droit (V. 141, fig. 19 A) presque intact, une partie distale (V. 138), une partie proximale (V. 140), une épiphyse proximale (V. 139) et de plus 8 pièces juvéniles, sans épiphyses, dont les longueurs s'étagent de 125 à 170.

Les dimensions de la pièce adulte sont les suivantes :

Longueur, de la tête articulaire au condyle radial : 387. — Longueur, du trochiter au condyle radial : 370. — Longueur, du trochin au bord de la trochlée : 353. — Distance de la tête articulaire à l'extrémité de la crête deltoïde : 281. — Largeur proximale entre trochin et trochiter : 157,5. — Largeur distale entre épicondyle et épitrochlée : 208+. — Largeur de l'articulation distale : 105,5.

Les autres pièces sont très comparables, mais légèrement plus petites.

Le style de l'os est en gros celui de *Glossotherium*, mais avec quelques différences bien nettes :

A l'extrémité proximale, la tête est plus saillante au-dessus des tubérosités latérales; celles-ci sont plus développées latéralement. La gouttière bicipitale est moins profonde. La diaphyse est robuste, surtout dans sa moitié proximale. La crête pectorale est moins marquée; elle est même pratiquement effacée dans sa partie médiane. Sur le bord postéro-interne, la surface rugueuse pour l'insertion du muscle coraco-brachial est beaucoup mieux marquée. La crête deltoïde est vigoureuse et se termine sur une proéminence située plus bas. La gouttière de torsion est profonde et se prolonge vers le haut à la face postérieure: elle indique un muscle brachial antérieur plus allongé, moins oblique que chez *Glossotherium*. L'extrémité distale est plutôt moins étalée. Sa partie externe est plus tronquée: la crête supinatoire est presque rectiligne et se termine en haut par une excroissance osseuse. Par contre, l'épitrochlée se projette davantage du côté interne. La pointe de la crête pronatoire est brisée dans tous les échantillons et ne peut être décrite. Entre la proéminence deltoïde et l'épitrochlée existe un pont osseux, de 20 mm de large, sous lequel passe la perforation entépicondylienne, qui n'existe ni chez les *Mylodontinés*, ni dans le sous-genre *Valgipes* parmi les *Scelidothierium*. Enfin la face articulaire distale se distingue de celle de *Glossotherium* par sa largeur moindre, son extension antéro-postérieure plus grande, son condyle radial moins saillant et sa gorge médiane moins profonde.

Cette pièce se distingue nettement de celle de *Valgipes* par la présence d'une perforation entépicondylienne. Elle diffère de celle de *Parascelidodon* par ses proportions beaucoup plus massives, et ses crêtes musculaires plus marquées. Elle ressemble à la pièce homologue de *Scelidothierium s. s.* et ses dimensions sont à peine plus grandes que dans l'exemplaire de *Sc. leptcephalum* du Muséum de Paris.

Le cubitus (V. 140, fig. 19 B) n'est représenté que par deux pièces du même individu, bien conservées mais dans lesquelles le bord interne de l'articulation humérale est brisée.

Leurs dimensions sont les suivantes :

Longueur totale : 367. — Dimension antéro-postérieure de l'olécrâne : 82. — Distance du bord postérieur au bec coronoïde : 116. — Dimension antéro-postérieure minima de la diaphyse au-dessus de l'extrémité distale : 52.

La pièce est beaucoup plus allongée, et moins massive que chez *Glossotherium*. Sa face interne est plus étroite et plus évidée. L'articulation humérale est moins développée transversalement; elle est divisée comme d'habitude en deux surfaces articulaires pour le condyle et la trochlée, mais moins fortement limitées entre elles; de ces deux surfaces, l'interne (trochléenne) est subplane, l'externe (condylienne) est moins concave que chez *Glossotherium*. La facette articulaire pour le radius est assez étendue, mais sa frontière avec la face articulaire humérale externe est peu marquée. Dans sa moitié distale, l'os diminue progressivement de profondeur (antéro-postérieure); à l'extrémité, la surface articulaire pour le pyramidal est très oblique et pratiquement plane.

Dans l'ensemble, cet élément est beaucoup moins allongé que celui de *Parascelidodon*, surtout dans sa partie distale. Il est même relativement plus court que chez *Valgipes*.

Le radius (V. 140, fig. 19 C) a été étudié sur deux pièces appartenant au même individu que

les cubitus précédents. En outre 5 os désépiphysés, de 95 à 125 de long, proviennent d'animaux jeunes.

Les dimensions des échantillons adultes sont les suivantes :

Longueur maxima, du bord cubital de la cupule proximale jusqu'à l'extrémité du processus styloïde : 293. — Largeur proximale : 56. — Largeur distale : 102.

L'os présente le style général des Mylodontidés, mais se distingue bien de celui de *Glossotherium*, principalement par une courbure très accusée, par le tubercule bicipital plus saillant et placé plus haut, et par sa cupule humérale moins grande. L'os ressemble, par contre, assez bien à celui de *Valgipes* figuré par H. Winge [1915, pl. 38].

De la *main* ont été recueillis les éléments suivants : pyramidal, scaphoïde (fig. 27 A), lunaire (V. 759, fig. 20), métacarpiens I (+ trapèze) (fig. 27 B), II (fig. 27 C) et IV (fig. 27 D) et diverses



FIG. 27. — *Scelidothierium* (? *Scelidodon*) *Reyesi* nov. sp. Éléments de la main.

A : EPN, V. 767, scaphoïde gauche ; B : EPN, V. 762, trapèze et métacarpien I gauches ; C : EPN, V. 768, métacarpien II droit ; D : EPN, V. 766, métacarpien IV gauche. $\times 1/2$. La Carolina (Guayas).

phalanges : 1 + 2 (coossifiées) et 3 du doigt I, 1 et 2 du doigt II, 1 et 3 du doigt III. La morphologie de ces différentes pièces est comparable dans l'ensemble à celle de *Sc. leptcephalum*. On note cependant quelques différences de détail, en particulier l'allure notablement déprimée de la phalange unguéale du 3^e doigt, qui rappelle celle de *Sc. (Valgipes) Cuvieri*.

Les dimensions essentielles sont les suivantes :

SCAPHOÏDE : Largeur (perpendiculaire au bord d'articulation avec le lunaire) : 61,5. — Épaisseur (dorso-palmaire) : 62,5. — Hauteur (proximo-distale) : 37.

LUNAIRE : Largeur (transversale) : 48,5. — Épaisseur (dorso-palmaire) : 48. — Hauteur (proximo-distale) : 47,5.

PYRAMIDAL : Largeur (transversale) : 52. — Épaisseur (dorso-palmaire) : 55. — Hauteur (proximo-distale) : 46.

MÉTACARPIEN I (+ TRAPÈZE) : Longueur (proximo-distale) : 51. — Largeur proximale maxima : 41. — Largeur distale maxima : 24,5.

MÉTACARPIEN II : Longueur maxima : 80.

MÉTACARPIEN IV : Longueur maxima : 97.

LE MEMBRE POSTÉRIEUR. — Le bassin est inconnu.

Le fémur est représenté par un bon exemplaire (fig. 28), conservé au Cabinet de Zoologie de l'Université centrale, par une extrémité distale (EPN, V. 142) et aussi par un os très jeune, sans épiphyses, de 125 mm de long (V. 147).

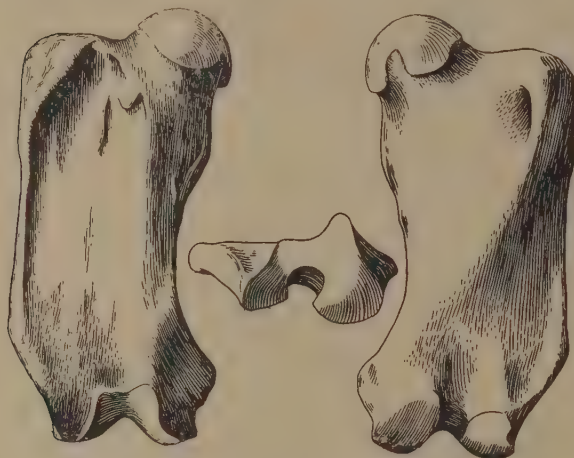


FIG. 28. — *Scelidotherium* (?) *Scelidodon*) *Reyesi* nov. sp.
Fémur droit. $\times 0,135$. UCZ. La Carolina (Guayas).

La pièce entière répond aux dimensions suivantes :

Longueur, de la tête articulaire au condyle interne : 481. — Longueur, du grand trochanter au condyle externe : 447. — Largeur proximale maxima : 225. — Largeur minima de la diaphyse : 180. — Largeur distale sur les épicondyles : 238. — Largeur de l'articulation distale : 163.

On voit que par sa longueur cet os se place parmi les plus grands du groupe. Il dépasse les dimensions habituelles de celui de *Sc. leptocepalum* qui, dans le squelette du Muséum de Paris, n'atteint que 374. En fait il faut remarquer que H. Winge [1915] donne 423 et 524 comme chiffres extrêmes pour cette dernière espèce, mais je crains que le matériel placé sous ce nom ne comprenne quelques pièces de *Sc. Capellinii*. Le fossile équatorien est en tout cas plus fort que les espèces brésiliennes *Sc. giganteum* (407 mm)

et *Sc. Cuvieri* (390 et 401) figurées par H. Winge, et il montre des proportions différentes.

Comme il est de règle chez les Scélidothérinés, le fémur de *Sc. Reyesi* a une forme large et aplatie. La tête est beaucoup mieux détachée que chez *Glossotherium* et présente comme d'habitude deux échancrures sur sa face articulaire. Le grand trochanter forme un épaulement assez carré. Le petit trochanter est bien marqué, moins cependant que chez *Valgipes*. Le bord externe de l'os est ourlé vers l'avant. La partie distale est moins déjetée vers l'intérieur que chez les sous-genres brésiliens. L'articulation distale comprend comme de coutume une surface patellaire réunie aux deux surfaces condyliques. La surface patellaire comparée à celle de *Glossotherium*, est nettement plus étroite et plus développée vers le haut ; sa lèvre interne est très relevée par rapport à l'externe. Le condyle interne est beaucoup plus puissant que l'externe.

Dans l'ensemble, l'os se distingue bien de celui de *Parascalidodon* par ses proportions plus larges, surtout en haut, et par son allure plus rectangulaire, moins incurvée sur son axe. Il diffère de *Valgipes* par son extrémité inférieure moins élargie et moins tordue vers l'intérieur et aussi par son petit trochanter beaucoup moins saillant. Son style est assez comparable à celui de *Scelidotherium s. s.*, mais la pièce équatorienne est relativement moins large, son grand trochanter est plus carré ; et l'ectépicondyle est moins relevé par rapport au plan général de l'os.

La *rotule* est connue par deux exemplaires du même individu (V. 777, fig. 24). En corrélation avec l'étroitesse de la surface patellaire du fémur, la pièce est beaucoup moins développée que chez *Glossotherium*, surtout en largeur. Elle est, par contre, moins étroite que chez *Parascelidodon*. Ses proportions rappellent surtout celles de *Valgipes*, mais avec une taille moindre.

Elle répond aux dimensions suivantes :

Longueur maxima : 104. — Épaisseur maxima : 59. — Largeur maxima : 79.

Le *tibia* et la *fibula* ne sont connus que par des os très jeunes, désépi-physés.

Du *pied* ont été récoltés les éléments suivants : calcanéum incomplet (fig. 29 B), astragale (fig. 29 A), naviculaire (fig. 25), métatarsiens IV (fig. 29 C) et V (fig. 29 D), phalanges du doigt III. La morphologie de ces pièces rappelle de près celles de *Valgipes* et des *Scélidothères* argentins. Leurs proportions sont plus lourdes que celles de *Parascelidodon*, principalement en ce qui concerne le calcanéum et le 5^e métatarsien. L'ensemble indique un pied puissant, surtout si on le compare à la main. La griffe du 3^e doigt, dont je connais trois phalanges unguéales incomplètes, est particulièrement forte ; comme d'habitude les deux premières phalanges de ce doigt sont soudées en une pièce unique.

Les principales dimensions sont les suivantes :

CALCANÉUM : Longueur depuis le bord interne de la face articulaire astragaliennne (l'articulation cuboïde est brisée) jusqu'à l'extrémité postérieure : 215. — Largeur maxima postérieure : 114. — Largeur maxima antérieure : 112.

ASTRAGALE : Diamètre transversal maximum : 114. — Diamètre antéro-postérieur (du bec antérieur de l'articulation naviculo-cuboïde au bord postérieur de la poulie tibiale) : 101.

NAVICULAIRE : Largeur maxima : 78.

MÉTATARSIEIV : Longueur : 105.

MÉTATARSIEV : Longueur maxima (sur le bord externe) : 145.

MÉM. SOC. GÉOL. DE FRANCE. — N. S. — T. XXXI. — 15.

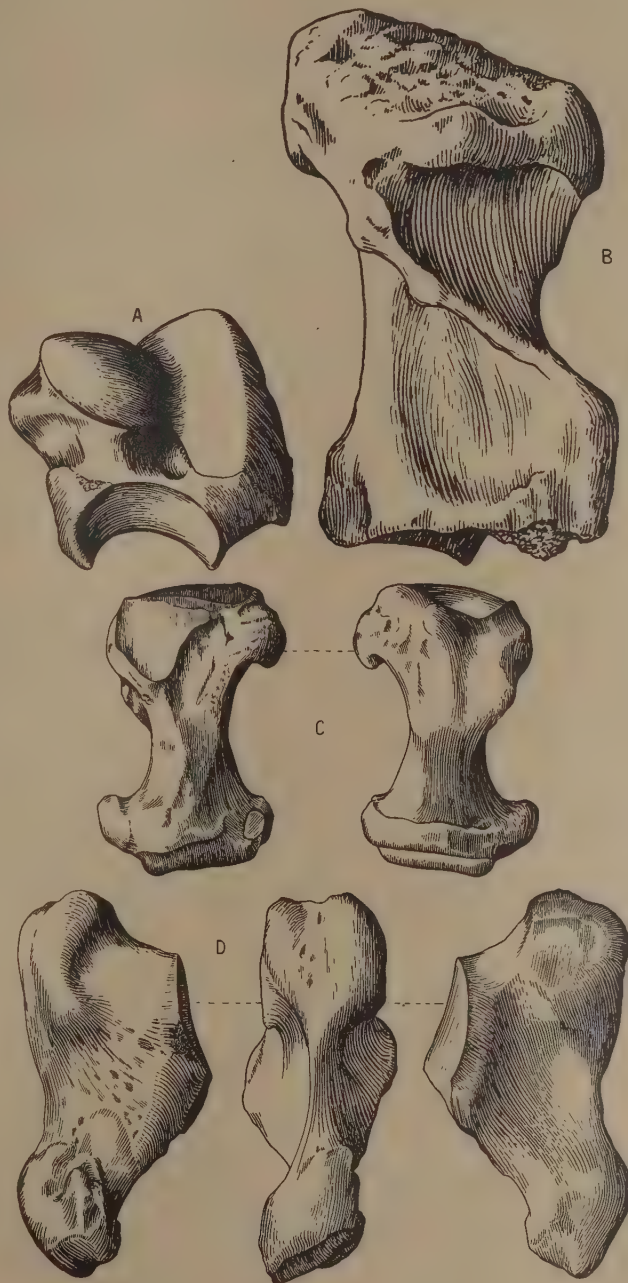


FIG. 29. — *Scelidotherium* (?) *Scelidodon* *Reyesi* nov. sp. Éléments du pied.

A : EPN, V. 130, astragale gauche; B : EPN, V. 129, calcanéum gauche incomplet; C : EPN, V. 755, métatarsien IV gauche; D : EPN, V. 758, métatarsien V gauche. $\times 2/5$. La Carolina (Guayas).

MÉM. N° 66. — 15

II. CINGULATA

Les Édentés cuirassés se divisent en deux superfamilles, les Tatous ou *Dasypodoidea* et les Glyptodontes ou *Glyptodontoidea*, qu'il n'est pas besoin de définir ici.

L'Équateur présente aujourd'hui, en ce qui concerne ce groupe, une faune très peu variée, beaucoup moins qu'elle ne l'est plus au S ou plus à l'E. Il s'agit exclusivement de Tatous appartenant aux *Dasypodidae Dasypodinae*. Le seul animal commun est *Dasypus novemcinctus* L., qu'on trouve de part et d'autre des Andes. De plus, et bien qu'il n'ait pas encore été cité de cette provenance, il faut signaler le Tatou géant *Priodontes giganteus* E. GEOFFROY, dont quelques exemplaires ont été capturés dans la partie équatorienne du Bassin amazonien. Enfin, il est possible que vive également dans la même zone *Cabassous lugubris* (GRAY), connu au N du Brésil et à l'E de la Colombie, mais dont la présence sur territoire équatorien n'a pas encore été signalée.

Les formes fossiles rencontrées jusqu'à présent en Équateur ne comprennent également que des Tatous, qui appartiennent à la famille des *Dasypodidae*. Mais il s'agit uniquement de types éteints de grande taille. L'un de ces animaux, *Propraopus*, représente les *Dasypodinae* et a vécu dans le couloir interandin avec la faune puninienne. L'autre, du genre *Chlamytherium*, se range dans une sous-famille éteinte, les *Chlamytheriinae*; il appartient au Carolinien et n'est connu que dans la région côtière. Il est assez curieux d'observer que ces deux genres présentent ici des exigences écologiques toutes différentes, et se trouvent dans des milieux bien distincts, tandis qu'au contraire ils ont cohabité dans le Brésil oriental comme le montrent les récoltes de Lund.

Il est à remarquer aussi qu'aucun Glyptodonte n'a encore été récolté dans le pays. A vrai dire F. Spillmann [1938, p. 373] a cité un *Glyptodon* sp. dans la faune de Chalan. Mais rien dans sa collection ne vient confirmer cette détermination. Il semble d'ailleurs que ce nom, qui figure dans sa liste de 1938, a remplacé le *Dasypus fossilis* qu'il citait en 1931; ce dernier correspond vraisemblablement au *Propraopus magnus* (WOLF) dont il sera question plus loin. D'ailleurs, Spillmann lui-même, avec qui j'ai eu un entretien à Lima en 1948, m'a dit ne pas connaître de restes équatoriens de Glyptodontes! Cette lacune dans la faune fossile de l'Équateur est assez surprenante; elle ne s'explique ni géographiquement, car l'aire d'extension de ces animaux dépasse largement ce pays vers le N, ni écologiquement car on connaît des Glyptodontes dans les zones tropicales du Brésil et aussi dans les Andes boliviennes et péruviennes. Il semble au moins probable que les Glyptodontes ont en réalité vécu en Équateur, mais qu'ils avaient disparu localement dans les niveaux relativement récents où ont été effectuées la majorité des récoltes, en particulier dans le Puninien et le Carolinien. C'est sans doute dans des couches plus anciennes que des recherches futures pourront en découvrir.

A. DASYPODIDAE DASYPODINAE

Cette sous-famille est connue en Amérique du Sud depuis le Paléocène. On y reconnaît classiquement 18 genres dont 11 éteints. Actuellement les 7 genres survivants se rencontrent en Amérique du Sud, mais l'un d'eux, *Dasypus*, s'est étendu vers le N jusqu'au Texas. Il n'est pas connu à l'état fossile en Équateur, mais une grande forme éteinte appartient au genre voisin *Propraopus*.

Genre *Propraopus* AMEGHINO 1881.

Le genre *Propraopus* a été créé sur l'espèce *P. grandis* AMEGHINO, du Pléistocène argentin. Il est apparemment voisin du genre actuel *Dasypus* L. (= *Tatu* FRISCH 1775 = *Tatusia* LESSON

1827) dans lequel il est encore inclus par certains auteurs. Il s'en distingue cependant par son gigantisme et par quelques détails morphologiques. Mais la séparation des deux genres ne pourra être bien établie que quand on connaîtra les formes fossiles par des squelettes complets.

Propraopus n'est représenté en Argentine que par l'espèce type : *P. grandis*, qui se rencontre dans les provinces de Buenos-Aires et Córdoba et appartient aux étages Eusénadien, Belgranien et Bonaérien inférieur. C'est certainement au même genre que doivent être rapportés deux grands Tatous fossiles du Brésil oriental, qui ont été nommés par P. W. Lund et décrits plus en détail par H. Winge [1915] : il s'agit de *P. sulcatus* (LUND) qui atteint à peu près la taille de l'espèce argentine et de *P. punctatus* (LUND) qui est plus petit. A Tarija se rencontrent également de nombreux restes d'une forme voisine que M. Boule et A. Thévenin ont attribués à *P. grandis* AMEGH. Enfin, nous verrons qu'une forme semblable a vécu dans les Andes équatoriennes ; elle se rapproche également de la taille de *P. grandis* et a reçu de T. Wolf le nom de *Dasybus magnus* (*nomen nudum*). Il est possible que les trois espèces *sulcatus*, *grandis* et *magnus* soient les mêmes, ce qui conduirait à leur donner le nom de *Propraopus sulcatus* (LUND 1842). Mais je crois préférable, dans l'état actuel de nos connaissances, et étant donné leur éloignement géographique et les conditions de milieu si différentes qui leur correspondent, de conserver des noms distincts à l'espèce du Brésil oriental, à celle de l'Argentine et à celle des Andes équatoriennes. Une étude postérieure basée sur des restes plus complets pourra dire si cette séparation est justifiée ou non.

Propraopus magnus (WOLF 1875).

Fig.-texte 30 et Pl. III, fig. 1 à 13.

- (?) = *Dasybus sulcatus* LUND [1842], Winge [1915].
- (?) = *Propraopus grandis* AMEGHINO [1881], [1889].
- = *Dasybus magnus* WOLF [1875, p. 165 ; *nomen nudum*] [1892, p. 373 ; *nom. nud.*].
- (?) = *Dasybus fossilis* SPILLMANN [1931, p. 23 ; *nomen nudum*].
- (?) = *Glyptodon* sp. SPILLMANN [1938, p. 373].
- = ? *Dasybus* sp. HOFFSTETTER [1948b, p. 25].
- = *Propraopus magnus* (WOLF) Hoffstetter [1949a, p. 96-98].

HISTORIQUE. — En 1871, T. Wolf a trouvé à Chalán (Puninien) un squelette presque entier d'un grand Tatou, y compris le maxillaire supérieur et la mandibule, les os des extrémités et des plaques de la carapace en relation naturelle. Il lui a attribué en 1875 le nom de *Dasybus magnus* et l'a défini seulement par sa taille « au moins deux fois plus grande » que celle de l'espèce actuelle (probablement *Dasybus novemcinctus*). Cette trouvaille est mentionnée par le même auteur [1892, p. 373], par W. Branco [1883, p. 20] et par moi-même [1948c, p. 25].

En 1931, F. Spillmann cite également de Chalán un *Dasybus fossilis* comme une grande espèce dont il aurait trouvé des fragments de la carapace dorsale. Il ne décrit ni ne figure ces restes, mais il est probable qu'il s'agit de la même espèce. En 1938, le même auteur ne mentionne plus *D. fossilis* dans sa liste des fossiles de Chalán, mais il y ajoute, par contre, le nom de *Glyptodon* sp. qui pourrait être une nouvelle détermination des mêmes restes.

Le type de T. Wolf, déposé à l'Université centrale de Quito, avait disparu lors de l'incendie de 1929. En 1949, j'ai eu l'occasion, grâce à l'obligeance de mon collègue W. Sauer, professeur à l'Université centrale, de faire quelques recherches parmi les pièces qui avaient été sauvées de l'incendie et déposées pêle-mêle dans les caves de l'établissement. J'ai eu la bonne fortune d'y rencontrer divers éléments épars d'un *Propraopus*, qui appartiennent certainement au type de T. Wolf et ont été groupés à l'École Polytechnique sous le n° V. 1221. Il s'agit en effet de pièces qui proviennent évidemment d'un même individu, dont certaines ont été dégagées tandis que d'autres sont encore incluses dans une gangue durcie, très semblable à celle que l'on trouve communément autour des fossiles de Chalán. La même collection m'a fourni en outre une branche mandibulaire d'un grand Tatou (V. 1222), sans mention de provenance, mais qui est nettement trop petite pour appartenir à l'individu précédent ; je ne la rapporte même qu'avec doute à l'espèce de celui-ci.

Par ailleurs, les restes fossiles et les papiers laissés par F. Spillmann donnent quelques autres indications sur l'espèce considérée. En premier lieu une épreuve de photogravure représente les deux pièces types de « *Myiodon Wegneri* », telles qu'elles ont été publiées par cet auteur en 1931, et de plus un fragment de bouclier

pelvien d'un *Propraopus*. Il est probable que cette dernière pièce appartient également au type de T. Wolf car on y voit une petite étiquette avec une numération (*ad 3/1*) qui correspond aux anciens catalogues (aujourd'hui perdus) de l'Université, lesquels sont antérieurs à F. Spillmann. Il est probable que c'est à cette pièce que se référerait le dernier auteur dans son paragraphe de 1931 où il l'a nommée *Dasytus fossilis*. Il semble qu'il aurait eu d'abord l'intention de la figurer mais que, finalement, il y a renoncé.

La collection F. Spillmann comprend en outre une plaque dermique fixe (EPN. V. 1056) (Pl. III, fig. 11), sans mention de provenance, mais qui est évidemment de la Sierra. Il se peut qu'elle se rapporte au matériel précédent ou qu'elle corresponde à une récolte personnelle de F. Spillmann. Vraisemblablement, c'est la forme de cette plaque et celle des pièces de la photogravure qui ont conduit F. Spillmann à une interprétation erronée dans son travail de 1938 où il cite un *Glyptodon* sp., sans ajouter d'autre précision.

Enfin, tout récemment C. Reyes a trouvé, dans la quebrada Colorada de Punín, une plaque mobile incomplète et une plaque de la première rangée de l'écusson pelvien (V. 2001) (Pl. III, fig. 12, 13) de la même espèce, qui viennent confirmer son existence dans la faune puninienne.

DESCRIPTION. — L'échantillon type est un individu subadulte, aux épiphyses incomplètement soudées. On peut s'en rendre compte sur le calcanéum isolé et sur des coupes de quelques os encore engagés dans la gangue.

La tête osseuse du type ou tout au moins certains de ses éléments dont parle T. Wolf en 1875, n'ont pas été retrouvés. La seule pièce connue, d'origine douteuse, est la branche mandibulaire V. 1222 (Pl. III, fig. 1). Elle appartient à un petit individu, guère plus grand que *P. punctatus* du Brésil. C'est dire qu'elle dépasse largement la taille des *Dasytus* modernes, mais ne concorde cependant pas avec les dimensions du type de *Propraopus magnus*. Il m'est difficile de dire s'il s'agit de cette dernière espèce. La morphologie est classique : la pièce est très allongée et comprimée, avec un orifice postéro-interne du canal dentaire, et un gros foramen mentonnier placé à la hauteur de la 3^e dent et prolongé vers l'avant par un profond sillon ; elle porte 8 alvéoles qui occupent une longueur de 46 mm ; l'avant-dernière dent est seule conservée ; sa surface d'usure est oblique vers l'extérieur et vers le bas ; la dent est simple, sans fente transversale.

Dans la gangue où sont engagés quelques éléments du type, j'ai pu observer une *sternèbre* dont la morphologie est intéressante. Elle ne ressemble pas du tout à celles de *Dasytus*, mais sa morphologie rappelle celle qu'on observe chez les Gravigrades. Elle est formée d'une plaque presque carrée, de 12 mm de long sur 12,3 de large, avec une saillie ventrale qui porte des articulations costales.

Divers os du squelette sont encore dans la gangue, mais trop brisés et trop difficiles à dégager pour qu'on puisse en faire une bonne étude. On y reconnaît, en particulier, des fragments de l'axis et de la 3^e vertèbre cervicale ankylosés, une vertèbre lombaire, et les coupes des deux omoplates et des parties proximales des humérus.

L'extrémité distale de l'humérus droit (Pl. III, fig. 2) permet de faire une comparaison avec l'élément homologue de *P. sulcatus* [H. Winge, 1915, pl. VII] : l'os présente une taille sensiblement égale dans les deux espèces ; mais chez le type équatorien l'articulation distale, qui mesure 30 mm de largeur, paraît moins oblique par rapport à l'axe de l'os, ce qui retentit d'ailleurs sur la morphologie de la trochlée.

La main gauche du type est connue par les métacarpiens II et III (Pl. III, fig. 3) ; la droite par le métacarpien II, la phalange 1 du doigt II (Pl. III, fig. 4) et les phalanges 2 et 3 du doigt III (Pl. III, fig. 5). La morphologie de ces éléments est du type *Dasytus* ou *Propraopus*.

Les dimensions sont les suivantes :

Longueur du métacarpien II : 34. — Longueur du métacarpien III : 39. — Longueur de la phalange unguéale du doigt III : 31 +.

Du pied gauche ont été retrouvés le calcanéum, le naviculaire, le cuboïde, l'entocunéiforme, l'ectocunéiforme et les métatarsiens II, III et IV (Pl. III, fig. 6). Le pied droit est représenté

par des pièces, incomplètes pour la plupart, où se reconnaissent le naviculaire, le mésocunéiforme et les métatarsiens II, III et IV (Pl. III, fig. 7). Il n'y a rien de particulièrement notable dans ces pièces. Leur taille correspond à celle de *P. sulcatus* si l'on en juge par le métatarsien IV figuré par H. Winge [1915, pl. VII].

Les dimensions essentielles sont les suivantes :

CALCANÉUM. Longueur : 76,4. — Largeur maxima : 30. — Hauteur du bras postérieur : 24.

MÉTATARSIEN II. Longueur maxima : 39.

MÉTATARSIEN III. Longueur maxima : 46.

MÉTATARSIEN IV. Longueur maxima : 38.

Aucune plaque mobile intacte n'a été retrouvée. Mais les fragments et les empreintes (Pl. III, fig. 8, 9, 12) indiquent des pièces très comparables, par la morphologie et par la taille, à celles de *P. grandis* et de *P. sulcatus* : on y voit une surface de glissement antérieure très longue ; la surface libre postérieure est ornée par deux sillons divergents, par un réseau creux beaucoup plus fin et par de nombreux foramens.

Les plaques antérieures du bouclier pelvien (fig. 30 et Pl. III, fig. 13) se reconnaissent par une surface de glissement antérieure beaucoup plus courte et par leur extrémité postérieure épaissie et pourvue de rugosités indiquant une articulation fixe avec les plaques suivantes.

Les plaques moyennes des écussons sont hexagonales ou pentagonales. La figure centrale est formée par un sillon en hexagone, décalé vers l'arrière, et dont les angles sont prolongés par des sillons radiaux. De gros foramens se situent dans le sillon hexagonal, dont deux au moins sont constants dans la partie antérieure (fig. 30 et Pl. III, fig. 10, 11).

Cette brève description, une fois encore, ne fournit rien de décisif pour séparer l'espèce équatorienne de *P. sulcatus* ou de *P. grandis*, et je ne me serais pas hasardé à donner à la première un nom nouveau. Mais puisqu'elle a reçu de T. Wolf une dénomination particulière, il me semble plus prudent de la lui conserver provisoirement, étant bien entendu que des études postérieures pourront peut-être prouver qu'il s'agit d'un synonyme d'une ou des deux autres espèces, ou que la forme équatorienne n'a que la valeur d'une sous-espèce andine.

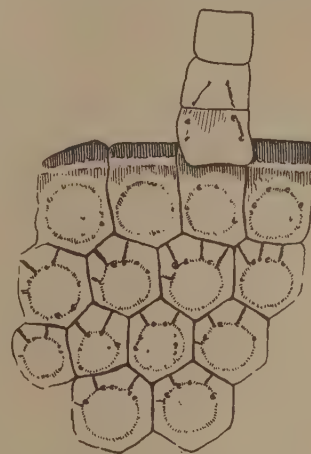


FIG. 30. — *Propaopus magnus* (WOLF). Schéma d'une partie du bouclier pelvien, à partir d'une photographie de F. SPILLMANN (Partie du type de Wolf ?). $\times 3/2$. Probablement Punin.

B. DASYPODIDAE CHLAMYTHERIINAE

La sous-famille éteinte des Chlamytherinés comprend des Tatous qui atteignent une taille gigantesque, et se caractérisent en particulier par leur système dentaire, la forme particulière de la mandibule, et le type d'ornementation des plaques de la carapace.

On n'y a d'abord reconnu qu'un seul grand genre, *Chlamytherium*, dans lequel ont été placées des formes assez diverses. Par la suite il a été reconnu que certaines espèces, comme *australe* AMEGHINO, *extremum* AMEGHINO et *pygmaeum* AMEGHINO, lui avaient été attribuées par erreur et appartenaient en réalité à des groupes différents ; il en est de même de quelques pièces brésiliennes, provenant de Glyptodontes ou même de Gravigrades, et qui ont été initialement confondues avec d'authentiques restes de *Chlamytherium*. Par ailleurs un certain nombre de coupures génériques ont été introduites dans la sous-famille, dont certaines sont encore bien fragiles,

car elles donnent parfois une importance trop exclusive à des considérations de taille et d'âge géologique. Une revision s'imposera, ne serait-ce que pour préciser les diagnoses génériques, quand on connaîtra des restes plus complets.

Le genre le plus ancien géologiquement serait *Machlydotherium* AMEGHINO 1902, de l'Éocène argentin ; il n'est en fait rattaché qu'avec doute à la sous-famille. De sorte que le groupe n'est bien individualisé qu'à partir du Miocène supérieur (Mésopotamien) jusqu'au Pléistocène à la fin duquel il disparaît après s'être étendu jusqu'en Floride. En 1927 et 1937, A. Castellanos a créé divers genres pour les formes tertiaires d'Argentine : *Kraglievichia* du Miocène supérieur et du Pliocène inférieur, *Vassalia* du Pliocène inférieur¹ et *Plaina* du Pliocène moyen et supérieur. De son côté, G. G. Simpson a séparé en 1930, sous le nom de *Holmesina*, les formes du Pléistocène de Floride.

Il en résulte que le genre *Chlamytherium* est à présent limité aux formes du groupe rencontrées dans le Pléistocène sud-américain.

Genre *Chlamytherium* LUND 1838.

= *Chlamytherium* LUND 1838 (*Overs. K. Danske Vid. Selsk. Forhandl.*, p. 11).

= *Chlamydotherium* LUND [1839 a] nec BRONN 1838.

= *Pampatherium* AMEGHINO 1875 (*Journ. Zool.*, t. 4, p. 528), [1889, p. 854].

Le genre a été fondé sur des fossiles brésiliens, récoltés par Lund dans les cavernes de Lagoa Santa (Minas Geraes). Il s'agit d'abord du géotype *Chl. Humboldti* LUND 1838 ; des illustrations en ont été publiées par Lund en 1839, 1840 et 1842. Le même auteur en a séparé dès 1839 une forme plus grande, qu'il a nommée *Chl. giganteum* puis *Chl. gigas* dans le même travail ; mais sous ces noms ont été confondus les restes d'un Gravigrade et ceux d'un vrai *Chlamytherium*. De sorte qu'en 1842 Lund a proposé le nom de *Chl. majus* pour ce dernier. Dans sa revision de 1915, H. Winge considère, probablement avec raison, qu'une seule espèce de *Chlamytherium* est représentée dans la faune de Lagoa Santa. Mais contre toute attente, il a choisi pour la désigner le dernier nom créé par Lund, *Chl. majus*. Il est évident que c'est *Chlamytherium Humboldti* qui doit être retenu. On remarquera cependant que certains des autres noms proposés par Lund, en particulier *giganteum* et *majus*, ont continué à être cités par divers auteurs, sans que soit justifiée leur validité. Cela provient surtout du fait que les textes de Lund et de Winge sont difficiles à consulter, parce que rédigés en danois.

Dans le Pampéen d'Argentine (Belgralien et Bonaérien), F. Ameghino a cité en 1875, sous le nom de *Pampatherium typus*, une forme semblable qu'il a lui-même réunie par la suite au genre « *Chlamydotherium* », synonyme de *Chlamytherium*. Ce *Chl. typus* n'est pas clairement séparé du précédent et pourrait appartenir à la même espèce.

Dans la faune de Tarija (Bolivie, Pléistocène ancien), j'ai pu observer de nombreuses plaques dermiques d'un *Chlamytherium* voisin, qui n'a pas été signalé par M. Boule et A. Thévenin dans leur étude de 1920. Ces plaques (Pl. III, fig. 30) sont un peu plus petites que celles de *Chl. Humboldti* mais présentent la même ornementation. Il s'agit peut-être d'une sous-espèce ou d'une race géographique adaptée à la vie en altitude.

En ce qui concerne l'Équateur, j'ai déjà signalé [1948 b] l'existence d'un *Chlamytherium* dans

1. A. Castellanos a interverti les âges géologiques de ces genres en s'appuyant sur le fait que *Vassulia* est plus primitif que *Kraglievichia*. Cependant, si l'on s'en tient aux indications originales de provenance, *Kraglievichia paranensis* (AMEGH.) est du Mésopotamien (Miocène supérieur) ; *Kr. intermedia* (AMEGH.) et *Kr. subintermedia* (ROVERETO) sont de l'Araucanien (Pliocène inférieur) et les deux *Vassalia* connues, *V. minuta* (MORENO et MERCERAT) et *V. maxima* CASTELLANOS sont également de l'Araucanien. Il me paraît dangereux d'établir des arbres généalogiques hypothétiques sur des caractères morphologiques et d'adapter ensuite l'échelle stratigraphique.

la faune carolinienne de la côte Pacifique. Nous verrons que celui-ci se distingue de toutes les formes antérieures par une ornementation différente des plaques de la carapace. Il présente, en outre, dans sa dentition, des caractères considérés comme primitifs par A. Castellanos. De sorte que, en suivant la voie ouverte par cet auteur, il faudrait peut-être le séparer génériquement, ce qui me semble assez hasardeux. De toute façon, il s'agit certainement d'une espèce particulière, pour laquelle je propose le nom de *Chlamytherium occidentale* sp. nov.

Chlamytherium occidentale sp. nov.

Fig.-texte 31 et Pl. III, fig. 14 à 29.

= *Chlamytherium* sp. HOFFSTETTER [1948b, p. 26-28, fig. 1 et pl. I].

(?) = *Glyptodon* SPILLMANN [1948, p. 274].

MATÉRIEL. — *Holotype* : un maxillaire droit avec les 6 dents postérieures en partie brisées (EPN, V. 1117), [1948b, fig. 1 et pl. I] et ici Pl. III, fig. 14 ; fig. 31 du texte.

Paratypes : Atlas (V. 1085, Pl. III, fig. 15, 15 a).

/ Métatarsien II gauche (V. 1113, Pl. III, fig. 16).

30 plaques de la carapace [Hoffstetter 1948, pl. I] et ici Pl. III, fig. 17 à 29 :

13 plaques moyennes des boucliers scapulaire et pelvien (V. 1176, 1068, 1173, 1060, 1157, 1065, 1175, 1103, 1086, 1156, 1172, 1163, 1158),

2 plaques postérieures du bouclier scapulaire (V. 1108, 1046),

5 plaques marginales des boucliers (V. 1111, 1110, 1054, 1062, 1066),

7 plaques des bandes mobiles ou semi-mobiles dorsales (V. 1166, 1170, 1164, 1169, 1058) et

3 plaques de la queue (V. 1105, 1104, 1107).

Matériel rapporté à la même espèce : 50 plaques dermiques ; une phalange unguéale antérieure.

GISEMENT ET ÂGE. — Tout ce matériel provient des gisements de La Carolina et El Corralito (34) et appartient au Pléistocène supérieur (Carolinien).

DESCRIPTION. — Les gisements de la région de La Carolina contiennent des restes assez fréquents de cet animal, principalement des plaques dermiques. Un bon nombre de pièces ont été réunies par F. Spillmann et figurent dans sa collection, mais sans détermination. De sorte qu'aucune mention n'en est faite dans ses listes de la faune carolinienne publiées en 1938 et 1942 ; dans son travail de 1948, un « *Glyptodon* », cité p. 274, correspond peut-être à ce fossile. J'ai de mon côté effectué quelques récoltes dans les mêmes gisements à partir de 1946. En 1948, j'ai signalé pour la première fois le genre dans la faune fossile équatorienne, sans toutefois attribuer un nom spécifique particulier à son représentant. Ce n'est que récemment, en effet, que j'ai pu effectuer des comparaisons directes avec les figures de Lund, de Winge et d'Ameghino, ainsi qu'avec le matériel bolivien.

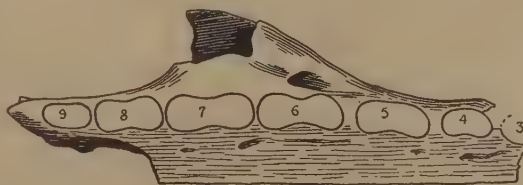


FIG. 31. — *Chlamytherium occidentale* nov. sp. EPN, V. 1117. Type. Maxillaire droit, face inférieure. $\times 1/2$. La Carolina (Guayas).

Le maxillaire type (fig. 31 et Pl. III, fig. 14) est plus petit que les pièces de *Chl. Humboldti* figurées par H. Winge [1915]. L'échantillon est brisé au niveau du 3^e alvéole dentaire et porte encore les 6 dents postérieures, dont la plupart sont plus ou moins détériorées. Une bonne partie du lacrymal est conservée, avec son foramen ; mais le processus préorbitaire du maxillaire est brisé, découvrant un ample sinus.

On observe un long canal infraorbitaire, assez comprimé et couvert par un pont osseux de 36 mm. Le palais est long et étroit ; il atteint au maximum $15 \times 2 = 30$ mm entre les séries dentaires. La partie postérieure est conservée jusqu'à l'articulation du palatin. La pièce mesure au total 160 mm de longueur.

Il est très regrettable que la partie antérieure soit perdue, de telle sorte qu'il est impossible de contrôler le nombre de dents, qui atteint normalement 9 dans la sous-famille. J'ai admis en conséquence que les dents conservées correspondent aux numéros 4 à 9. Les 6 dernières dents occupent un espace de 140 mm et forment une série rectiligne. Les plus antérieures sont inclinées vers le bas et l'avant, tandis que les suivantes sont implantées perpendiculairement à la surface du palais. La 4^e dent mesure $16,2 \times 9,3$. Elle a une section ovale, avec cependant le flanc interne plutôt aplati. Elle rappelle celle du genre *Kraglievichia* et contraste avec celle de *Chl. Humboldti* qui est beaucoup plus longue et avec une face externe concave. La 5^e est réniforme, mais ici c'est la face interne qui est concave, au contraire de ce qui s'observe chez l'espèce brésilienne. Elle atteint 21,5 de longueur. Les 3 dents suivantes accusent 26,0, 25,5 et 21,4 comme longueurs respectives. Elles sont légèrement bilobées. Leur flanc externe est beaucoup moins excavé que chez *Chl. Humboldti* et, de plus, leur forme est moins allongée, surtout dans la 8^e. La dernière dent est de taille réduite : $15,5 \times 9$ et elle est nettement atténuée en arrière. Elle n'est pratiquement pas bilobée.

Tous ces caractères indiquent un degré d'évolution moins avancé que celui des *Chlamytherium* classiques et qui devrait plutôt se comparer à celui de *Plaina* ou de *Holmesina*.

L'*atlas* (Pl. III, fig. 15) est très semblable à celui de *Chl. Humboldti* figuré par H. Winge [1915].

Ses dimensions sont les suivantes :

Largeur maxima : 90. — Hauteur maxima : 54. — Distance entre les bords externes des articulations antérieures : 79,5. — Distance entre les bords externes des articulations postérieures : 71,5.

Le *métatarsien II* (Pl. III, fig. 16) paraît également très comparable à celui de l'espèce brésilienne. Mais une comparaison précise est impossible avec la figure de H. Winge qui représente un pied entier où cet élément est vu partiellement et de trois-quarts. La longueur totale de la pièce équatorienne atteint 47,6 ; sa plus grande largeur à son quart inférieur mesure 22,7 ; l'articulation distale correspond à 19,7 de largeur.

80 plaques dermiques (Pl. III, fig. 17-29) ont pu être examinées et représentent pratiquement toutes les régions de la cuirasse.

Les plaques mobiles ou semi-mobiles ont la morphologie classique connue dans toute la sous-famille. On y reconnaît des pièces marginales et aussi celles qui correspondent à la dernière rangée dorsale mobile et à la première rangée semi-mobile du bouclier pelvien. Leur longueur varie de 80 à 110 et est donc inférieure en moyenne aux dimensions observées chez *Chl. Humboldti*. La taille de la forme équatorienne est beaucoup plus comparable à celle de l'espèce (ou la race) de Tarija. Mais ces plaques se distinguent de celles des *Chlamytherium* du Brésil, de l'Argentine et de Bolivie par leur ornementation. Chez les formes classiques, en effet, la surface dorsale libre montre une figure centrale plus ou moins rectangulaire, bien délimitée même à son bord antérieur, qui reste toujours éloignée du rebord postérieur de la surface de glissement. Cette figure centrale forme en son milieu un léger bombement, à peine élevé mais étendu en largeur ; elle est ornée de trous minuscules qui contrastent avec les fossettes plus marquées de la surface qui l'entoure (Pl. III, fig. 30). Au contraire, chez *Chl. occidentale*, la figure centrale se prolonge plus en avant et n'a pas de limite antérieure bien définie ; elle forme dans son axe un bombement plus accusé et plus étroit ; son ornementation consiste en un guillochage beaucoup plus grossier (comparer Pl. III, fig. 17 et 30) que chez les espèces du groupe de *Chl. Humboldti*.

Les plaques des autres régions présentent des contours semblables à ceux observés chez les espèces classiques, mais démontrent des différences d'ornementation homologues. En particulier, le bombement axial accusé et étroit et aussi le guillochage grossier de la surface centrale se retrouvent dans les plaques fixes des boucliers antérieur et postérieur. Ce même bombement prend la forme d'une véritable carène dans les plaques de la queue qui, par ailleurs, se caractérisent comme chez *Chl. Humboldti* par la présence de fossettes bien marquées dans la partie submarginale antérieure.

On voit par ce qui précède que *Chl. occidentale* se distingue clairement des animaux du groupe de *Chl. Humboldti*, aussi bien par ses dents que par l'ornementation de ses plaques dermiques.

Si l'on admet les bases qui ont servi jusqu'à présent à effectuer des coupures génériques dans les Chlamytherinés, il n'est même pas certain qu'on doive le maintenir dans le genre *Chlamytherium*. Il serait nécessaire, en tout cas, d'avoir le comparer dans tous ses détails avec des genres relativement peu spécialisés, comme *Plaina* et *Holmesina*. Je crois cependant que les divisions du groupe actuellement acceptées sont peut-être un peu forcées, et je préfère attendre une révision avant de séparer l'espèce équatorienne du genre classique du Pléistocène sud-américain.

Quoi qu'il en soit, on remarquera ici, comme à propos d'autres groupes, que nous nous trouvons en présence d'un animal relativement récent et qui cependant montre certains caractères peu évolués. Ceci démontre une fois de plus que le degré de spécialisation n'est pas forcément lié d'une façon absolue à l'âge géologique ; et cette observation nous incite à considérer avec prudence les conclusions de A. Castellanos qui suppose que *Vassalia* doit être plus ancien que *Kraglievichia*, simplement parce qu'il est plus primitif, et qui, sur cette base fragile, suppose que l'Araucanien pourrait être antérieur au Mésopotamien. Un raisonnement analogue conduirait, contre toute évidence, à placer le Carolinien à la base du Pléistocène, ou même dans le Pliocène supérieur.

LAGOMORPHES

Le seul genre sud-américain de cet ordre est *Sylvilagus* GRAY 1867 (incl. *Tapeti* GRAY 1867). C'est un immigrant récent, venu du N et que l'on connaît à l'état fossile depuis le Pléistocène et peut-être depuis le Pliocène en Amérique du Nord.

La faune actuelle de l'Équateur comprend un certain nombre d'espèces de ce genre. Il s'agit d'abord de *S. andinus* THOMAS, qui, avec ses diverses sous-espèces, habite la région andine depuis le centre jusqu'au N du pays, à des altitudes généralement élevées, qui peuvent atteindre 4.600 m, mais s'abaissent à 1.000 m dans la vallée du Chota. Une autre forme andine, *S. Kelloggi* ANTHONY, a son aire de répartition au S de la précédente. On a décrit, d'autre part, des formes tropicales : *S. surdaster* THOMAS et *S. daulensis* J. A. ALLEN dans la région occidentale, et *S. Defilippii* CORNALIA dans le bassin amazonien.

Je ne connais pas de représentants fossiles du groupe dans le Pléistocène équatorien, mais nous avons à examiner deux indications de F. Spillmann à ce sujet.

En 1931, F. Spillmann crée un *Palaeotapeti Jordani* gen. et sp. nov. [1931, p. 23-25, et pl. 3^e non numérotée dans l'original] sur des pièces récoltées à Punín. J'ai pu observer le matériel type dans les collections de cet auteur. Son examen me conduit à l'attribuer, non pas au Puninien, mais aux couches superficielles postglaciaires où j'ai moi-même récolté de nombreux restes de la même espèce, restes qu'il est facile de dégager par suite du caractère terreux des dépôts. On remarquera, d'autre part, que les particularités sur lesquelles s'appuie Spillmann pour établir son nouveau genre sont insignifiantes puisqu'elles consistent en une taille très légèrement plus faible. J'ai comparé ces pièces avec divers crânes de *S. andinus* actuel. Il ne fait pas de doute que le type subfossile est un peu petit par rapport à la taille moyenne. Mais certains individus de *S. andinus* atteignent pratiquement les mêmes dimensions. Je crois donc pour ma part que la forme observée par F. Spillmann appartient à l'espèce actuelle : *Sylvilagus andinus* THOMAS.

Il ne m'est pas possible de me faire une opinion sur l'indication de H. E. Anthony [1925, p. 317] selon laquelle un *Sylvilagus* figurerait dans la faune fossile de Punín. Peut-être s'agit-il encore d'un reste rencontré dans les couches superficielles.

Enfin F. Spillmann [1938, p. 376] cite aussi un « *Silvilagus* » dans la faune de La Carolina. Je n'ai rien retrouvé ni rien récolté qui puisse être attribué à ce genre. Mais il me paraît significatif qu'il ne figure plus dans la seconde liste donnée par F. Spillmann [1942] des fossiles de La Carolina. En échange, celle-ci comporte un *Sigmodon* sp. qui n'était pas cité dans la précédente. Je crois donc que l'une et l'autre mention se rapportent à quelques pièces d'Echimyidès que j'ai pu observer dans la collection de F. Spillmann.

En résumé, la présence de Lagomorphes, bien que possible et même probable, n'est pas encore prouvée dans le Pléistocène équatorien.

RONGEURS

Les trois sous-ordres de vrais Rongeurs sont actuellement représentés en Équateur, avec au moins 35 genres, répartis dans les familles suivantes ¹ :

HYSTRICOMORPHA : *Erethizontidae*, *Hydrochoeridae*, *Dinomyidae*, *Dasyproctidae*, *Echimyidae*.

SCIUROMORPHA : *Sciuridae*, *Heteromyidae*.

MYOMORPHA : *Cricetidae*, *Muridae*.

Les restes fossiles rencontrés jusqu'à présent sur le même territoire sont encore peu nombreux.

Ils ne comprennent aucun Sciuromorphe, ce qui tend à confirmer la date récente d'introduction des Écureuils en Amérique du Sud, où l'on ne connaît pratiquement aucun fossile du groupe.

Les Myomorphes, dont la pénétration sur ce continent remonte au Pliocène, sont très mal représentés dans la faune pléistocène locale : je n'en connais personnellement aucun reste certain ; mais quelques mentions de Cricétidés doivent être considérées et discutées.

En ce qui concerne le sous-ordre des Hystricomorphes, dont on suit l'évolution en Amérique australe depuis l'Oligocène, divers fossiles locaux méritent une mention particulière. Il s'agit avant tout d'un Hydrochoeridé géant, qui a vécu au Pléistocène supérieur sur la côte Pacifique, et d'un grand Capromyidé provenant d'un niveau indéterminé des Andes équatoriennes méridionales. De plus, quelques petits restes de La Carolina appartiendraient à un Echimyidé.

Nous n'aurons donc à considérer ici que quatre familles.

CRICETIDAE

La famille, dont l'origine remonte à l'Oligocène dans l'hémisphère Nord, s'est étendue pratiquement sur tous les continents. L'un de ses rameaux, qui constitue la tribu des *Hesperomyini*, a pénétré en Amérique du Sud dès le Pliocène supérieur et a déjà eu le temps de subir une importante diversification locale. Dans la faune actuelle de l'Équateur, on a signalé au moins 17 genres de ce groupe. Il s'agit d'animaux de taille modeste ou petite, ce qui explique sans doute leur rareté à l'état fossile.

Il faut signaler ici une mention due à H. E. Anthony [1925, p. 317]. Dans son bref aperçu de la faune puninienne, cet auteur signale un *Oryzomys* parmi les trouvailles faites dans la zone de Chalán. Je n'ai rien récolté personnellement qui permette de confirmer cette indication. De toute façon, la présence du genre *Oryzomys* dans la faune puninienne n'a rien de surprenant, puisque, d'après E. Lönnberg, le genre habite aujourd'hui le territoire de l'Équateur depuis la zone tropicale jusqu'à plus de 3.000 m d'altitude. Il serait cependant nécessaire de contrôler la position stratigraphique du reste observé par H. E. Anthony.

Une autre mention est due à F. Spillmann qui, en 1942, signale un *Sigmodon* dans le gisement côtier de La Carolina. L'indication ne figure pas dans sa collection. Mais il est probable qu'elle se rapporte à quelques restes d'un petit Rongeur dont il sera question plus loin et qui, d'après J. Moojen, ne serait pas un Cricétidé, mais un Echimyidé du genre *Proechimys*.

¹ La classification suivie ici est celle de G. G. SIMPSON [1945].

ECHIMYIDAE

Les *Echimyidae* MILLER et GIDLEY 1918, tels que les entend G. G. Simpson [1945], comprennent les *Echimyinae* et les *Dactylomyinae* de J. R. Ellerman [1940] et aussi des fossiles néotropicaux du même groupe.

Cette famille est représentée par 7 genres dans l'Oligocène supérieur et le Miocène inférieur de l'Amérique du Sud. Elle s'étend ensuite à l'Amérique centrale et aussi aux Antilles où 5 genres éteints sont connus. Aujourd'hui, ses membres habitent la zone intertropicale, depuis le Nicaragua au N, jusqu'au Paraguay et Brésil méridional au S. La faune équatorienne actuelle comprend les genres *Proechimys*, *Hoplomys*, *Mesomys*, *Isotrix*, *Echimys* et *Dactylomys*.

Proechimys sp.

Le genre *Proechimys* ALLEN 1889 est considéré comme l'un des membres les plus archaïques de la famille actuelle. On doit sans doute lui rapporter quelques restes, récoltés par F. Spillmann et par moi-même à La Carolina. Il s'agit en fait de deux formes de tailles différentes, l'une et l'autre rares. En effet, je n'ai observé au total que les pièces suivantes : une branche mandibulaire droite incomplète avec l'incisive et les deux premières molaires un peu détériorées; une branche mandibulaire plus petite, avec l'incisive, mais dont les molaires sont tombées; quelques os longs (2 fémurs, 3 tibias, 1 humérus), dont plusieurs sont désépiphysés.

L'étude de ce matériel est assez délicate, car elle exigerait une importante collection de comparaison, dont je ne dispose pas à Quito. Dans ces conditions, j'ai communiqué la première de ces pièces fossiles au Dr. J. Moojen, de Rio de Janeiro. Celui-ci me fait savoir qu'il s'agit d'un *Proechimys* voisin de l'espèce actuelle *Pr. Goeldi* THOMAS. Il n'est pas certain que l'autre mandibule, nettement plus petite, appartienne à la même espèce.

CAPROMYIDAE

J'adopte ici, pour cette famille, le sens que lui attribue G. G. Simpson [1945]. Dans cette acception, elle comprend les *Capromyinae*, *Plagiodontinae* et *Myocastorinae* de J. R. Ellermann [1940], auxquels s'ajoutent les formes ancestrales du Miocène et du Pliocène d'Argentine. Des trois sous-familles actuelles, les deux premières sont aujourd'hui localisées dans les Antilles et le Venezuela; la troisième, avec le seul genre *Myocastor*, n'est connue que dans la partie méridionale de l'Amérique du Sud. C'est dire qu'aucun représentant de la famille n'a été signalé dans la faune actuelle de l'Équateur.

Ceci souligne singulièrement l'intérêt que présente un fossile d'âge indéterminé, provenant de la zone andine équatorienne, dont H. E. Anthony a fait l'étude en 1922. Je n'ai pas vu le matériel original et n'ai retrouvé aucun reste du même groupe. Je me contenterai donc de résumer ici les données essentielles du travail de H. E. Anthony.

Drytomomys aequatorialis ANTHONY 1922.

Le type constitue le seul matériel connu de l'espèce et même du genre. Il est conservé au département de Paléontologie des Vertébrés de l'American Museum, sous le n° 13219. Il comprend un fragment antérieur de crâne, une partie antérieure de mandibule et quelques extrémités d'os longs, apparemment d'un même individu.

Ce matériel a été trouvé par M. Carrasco près de Nabón (gis. 33), dans la partie S des Andes équatoriennes. Il a été récolté au fond d'une petite grotte creusée dans un tuf volcanique, lui-

même interstratifié entre deux formations de conglomérats volcaniques. L'âge est donc indéterminé. D'après nos connaissances sur la géologie de la région, le tuf volcanique appartient au Tertiaire supérieur, et probablement au Pliocène. Mais le remplissage de la caverne est vraisemblablement quaternaire. Il n'est pas exclu cependant que le fossile ait pu être inclus initialement dans le tuf volcanique, et que, par conséquent, son âge soit pré-pléistocène, mais il est impossible de prendre position sans une étude directe des conditions de gisement.

Le fossile de Nabón, d'après H. E. Anthony, se rapproche surtout de *Myocastor* dans la faune actuelle et de *Neoreomys* parmi les fossiles du Santacruzien (Miocène de Patagonie). Il se particularise par la présence d'une fosse profonde sur les côtés des prémaxillaires, par ses incisives exceptionnellement puissantes, et enfin par ses molaires dont les replis d'émail s'isolent fréquemment en îlots allongés transversalement. Par ailleurs, l'animal est nettement plus fort que le *Myocastor* actuel et atteint presque la taille d'un *Hydrochoerus* moderne. Il s'agit, selon l'auteur du genre, d'un puissant coupeur de bois, dont l'éthologie devait rappeler celle des Castors.

HYDROCHOERIDAE

La famille fait partie du grand phylum des *Cavioidea*, dont les types ancestraux apparaissent dans l'Oligocène de Patagonie.

Dans ce phylum, les Hydrochoéridés se sont différenciés au Pliocène, à partir des Eucardiidés. L. Kraglievich, qui leur a consacré plusieurs travaux fondamentaux, y a distingué 3 sous-familles :

1) Les *CARDIATHERIINAE*¹, localisés dans le Pliocène sud-américain, constituent un groupe encore compréhensif, dont dérivent probablement les deux séries suivantes, qui conduisent l'une et l'autre vers des formes géantes et spécialisées.

2) Les *PROTOHYDROCHOERINAE* se rencontrent dans le Pliocène de Monte-Hermoso, Chapadmalal et Catamarca. Ce sont de grands animaux coureurs, adaptés à la vie dans la pampa, et dont l'éthologie était certainement fort différente de celle du Capybara actuel, dont les mœurs amphibies sont bien connues. Entre autres caractères différentiels, ils présentent une M_3 munie seulement de 5 lames d'émail, au lieu des 6 que possèdent les membres de la sous-famille suivante. On relève aussi d'importantes différences dans la conformation du crâne et dans les proportions des extrémités.

3) Les *HYDROCHOERINAE* sont également des formes énormes pour des Rongeurs. Leur taille est parfois égale à celle du représentant actuel, parfois très supérieure. Leurs mœurs paraissent avoir toujours été semi-aquatiques, de sorte qu'ils vivaient au voisinage des cours d'eau actuels ou anciens. On y distingue d'abord 3 genres du Pliocène supérieur de l'Argentine : *Nothydrochoerus*, *Xenohydrochoerus* et *Hydrochoeropsis* ; le premier surtout atteignait une taille gigantesque, comparée par C. Rusconi à celle d'un petit Rhinocéros, égale en tout cas à celle d'un Tapir. Ces types sont remplacés au Pléistocène par deux genres qui l'un et l'autre se sont étendus jusqu'en Amérique du Nord, mais dont un seulement a survécu jusqu'à nos jours. Il s'agit d'abord de *Hydrochoerus*, le Carpincho ou Capybara, qui est le plus grand Rongeur actuel, de la taille d'un porc ; il habite aujourd'hui l'Amérique du Sud et l'Amérique centrale ; mais on en trouve des représentants fossiles jusqu'aux États-Unis. L'autre genre, *Nechoerus*, aujourd'hui éteint, a habité sensiblement la même aire ; il représente un rameau parallèle qui se distingue en particulier par sa taille nettement plus forte et par ses dernières molaires supérieures plus complexes.

Aujourd'hui la famille n'est donc représentée que par *Hydrochoerus*, et l'on réunit généralement

1. Orthographe rectifiée par G. G. SIMPSON [1945].

ses différentes formes actuelles dans la seule espèce *H. hydrochoeris* (L.), bien que certains auteurs maintiennent celle de Panama dans une espèce distincte. Cet animal se rencontre à l'E des Andes, y compris l'Orienté équatorien, mais on ne l'a jamais signalé sur le versant Pacifique sud-américain.

Par contre, la faune carolinienne de la côte équatorienne révèle l'existence ancienne dans cette zone d'un grand Capybara, inséparable du genre *Nechoerus*. Ce gisement reporte très à l'W la limite d'extension de ce genre pléistocène.

Genre *Nechoerus* HAY 1926.

- = *Hydrochoerus* (part.) auct., nec BRISSON 1762 (Regnum animale).
- = *Nechoerus* HAY [1926].
- = *Prohydrochoerus* SPILLMANN [1941].
- (?) = *Palaeohydrochoerus* SPILLMANN [1942, nomen nudum]
- = *Protohydrochoerus* SPILLMANN [1948], nec ROVERETO [1914]
- incl. *Pliohydrochoerus* KRAGLIEVICH [1930 d].

Ce genre a été créé sur une espèce nord-américaine, et ce n'est qu'ensuite que lui ont été rapportées diverses formes décrites antérieurement en Amérique du Sud.

L'espèce type est *N. pinckneyi* (HAY 1923). Elle a été fondée, sous le nom de *Hydrochoerus pinckneyi*, sur une M³ du Pléistocène de la Caroline du Sud, caractérisée par ses grandes dimensions et par la présence de 17 prismes d'émail. En 1926, O. P. Hay lui a rapporté une mandibule et une M³ du Texas, sur lesquelles il a fondé le genre *Nechoerus*. Enfin, G. G. Simpson [1930] a signalé la même espèce en Floride, et son matériel lui a permis d'ajouter quelques caractères craniens à la diagnose du genre.

Un certain nombre de formes d'Amérique du Centre et du Sud sont extrêmement voisines de l'espèce précédente, et doivent être incluses dans le même genre comme l'a montré L. Kraglievich [1930 d]. Il est même probable que des études postérieures conduiront à réunir spécifiquement plusieurs d'entre elles. Par ailleurs, le Capybara du Pléistocène ancien de Tarija (Bolivie) constitue un intermédiaire morphologique entre *Hydrochoerus* et *Nechoerus*; en particulier sa dernière molaire supérieure comprend 14-15 lames d'émail, contre 12-13 chez le premier et 16-17 (18 ?) chez le second. L. Kraglievich le sépare sous le nom de *Pliohydrochoerus* qu'il considère comme un sous-genre de *Nechoerus*.

Sur ces bases, et en y ajoutant l'espèce équatorienne dont il sera question plus loin, on peut admettre provisoirement les espèces suivantes dans le genre *Nechoerus* :

N. (N.) pinckneyi (HAY 1923) : Caroline du Sud, Texas et Floride ; *N. (N.) robustus* (LEIDY 1886) : Amérique centrale ; *N. (N.) giganteus* (LUND 1839) : Brésil oriental ; *N. (N.) sirasaka* (SPILLMANN 1941) : littoral Pacifique de l'Équateur ; *N. (N.) magnus* (H. Gervais et AMEGHINO 1880) : NE de l'Argentine ; *N. (Pliohydrochoerus) tarijensis* (AMEGHINO 1889) : S de la Bolivie.

Une fois encore il s'agit là d'une liste provisoire et qui pourra être simplifiée après qu'aura été faite une comparaison détaillée entre *pinckneyi*, *robustus* et *magnus*, pour ne citer que les formes les plus affines.

Les quelques observations déjà faites permettent de résumer comme suit les caractères essentiels qui différencient *Nechoerus* de *Hydrochoerus* :

- taille plus grande,
- lamelles de M³ plus nombreuses, de 14 à 17 (ou 18 ?),
- incisive inférieure plus développée en arrière ; le relief alvéolaire interne de la mandibule se prolonge davantage vers le haut et parfois vers l'arrière,

- crête massétérienne de la mandibule moins étendue vers l'avant,
- apophyse coronoïde de la mandibule plus basse,
- plafond cranien plat depuis la région frontale jusqu'à la suture supra-occipitale,
- angle moins marqué entre les parties basales des régions cranienne et faciale.

Nechoerus (*Nechoerus*) *Sirasakae* (SPILLMANN 1941).

Fig.-texte 32 et Pl. III, fig. 31 à 38.

- = *Prohydrochoerus sirasakae* SPILLMANN [1941, p. 198-201, fig. 1].
 (?) = *Palaeohydrochoerus* sp. Spillmann [1942, *nomen nudum*].
 = *Protohydrochoerus shirasakae* SPILLMANN [1943, p. 256, erreurs orthographiques].
 = *Hydrochoerus* sp. HOFFSTETTER [1949b, p. 8].

MATÉRIEL. — *Holotype* : EPN, V. 1120, branche mandibulaire gauche, incomplète inférieurement et postérieurement et sans incisive (fig. 32 et pl. III, fig. 31).

Paratype : EPN, V. 1119. Série dentaire inférieure droite : P₄-M₁-M₂ et fragment antérieur de M₃ (2 1/2 lamelles) (fig.-texte 32).

Matériel rapporté à la même espèce :

- | | |
|---|--|
| V. 1118 : M ₁ et fragment de M ₂ droites. | V. 1205 : métatarsien II droit (Pl. III, fig. 34). |
| V. 726 : pariétaux et supraoccipital. | V. 728 : métatarsien III gauche, sans épiphyse distale. |
| V. 716 : partie distale d'humérus (Pl. III, fig. 32). | V. 1098, 1099, 1081 : phalanges proximales (Pl. III, fig. 36). |
| V. 717 : partie proximale de cubitus. | V. 1080, 1100, 1079 : phalanges moyennes (Pl. III, fig. 37). |
| V. 727 : métacarpien III sans épiphyse distale. | V. 1083, 1082, 1084 : phalanges distales (Pl. III, fig. 38). |
| V. 724 : épiphyse distale de fémur (Pl. III, fig. 33). | |
| V. 721 : calcanéum droit (Pl. III, fig. 35). | |
| V. 720 : calcanéum gauche, sans épiphyse proximale. | |

GISEMENT ET AGE GÉOLOGIQUE. — Tout le matériel provient de la région de La Carolina et appartient au Pléistocène supérieur (Carolinien).

HISTORIQUE. — Dans une étude présentée en 1940 au 8^e Congrès Scientifique Américain et publiée en 1942, F. Spillmann inclut, dans sa liste des fossiles de La Carolina, un *Palaeohydrochoerus* sp., sans donner d'autre précision. Il s'agit sans aucun doute de l'espèce considérée ici.

En 1941, le même auteur lui consacre une étude particulière, parue au Japon. Le matériel type comporte une branche mandibulaire gauche subcomplète et une série de 3 molaires droites. F. Spillmann établit sur ces restes une espèce et un genre nouveaux, *Prohydrochoerus Sirasakae*. Il les caractérise avant tout par une M₃ courte et constituée par 5 lames d'émail toutes libres. Sur cette base, il considère son genre comme un proche parent du grand Capybara coureur, *Protohydrochoerus*, et comme un possible descendant direct de celui-ci [Spillmann, 1941, p. 198] ; il reconnaît cependant que, par son diastème court, l'espèce équatorienne présente quelque analogie avec *Hydrochoerus* et devait en avoir la biologie.

DESCRIPTION. — J'ai pu heureusement connaître, dans la collection Spillmann, le matériel type, ce qui me permettra de rectifier la description originale. En effet, la dernière molaire inférieure comporte en fait 6 lames et non 5. Dans l'original, la dent est enfoncée au-dessous du bord de l'alvéole et sa partie postérieure était cachée par un peu de *tierra brea*, ce qui explique que la 6^e lame n'ait pas été vue par F. Spillmann. Il est d'ailleurs facile de contrôler la présence de celle-ci par l'examen de la section de la dent dans l'alvéole.

Cette M₃ à 6 lames, comme aussi la morphologie de la mandibule type, et celle de diverses pièces squelettiques du même gisement que j'ai pu observer, placent le grand Capybara de La Carolina parmi les *Nechoerus* s. s. et le séparent nettement des *Protohydrochoerins* de la pampa.

Du *plafond cranien*, j'ai récolté une pièce subadulte, constituée par les pariétaux soudés et

par le supraoccipital dont la suture est visible. Entre les deux crêtes temporales et devant le supraoccipital, on observe deux sillons qui se réunissent en avant et délimitent probablement un interpariétal complètement soudé. La pièce suffit pour reconnaître que, comme chez *Nechoerus* [cf. Simpson, 1930], le plafond pariétal forme un plan qui prolonge celui des frontaux jusqu'à la suture supraoccipitale ; plus en arrière, la surface cranienne est un peu tombante.

Les dimensions sont les suivantes :

Longueur bregma-inion : 86. — Largeur des pariétaux en avant : $56 \times 2 = 112$. — Largeur minima entre les crêtes temporales : 26,5. — Largeur du supraoccipital : 75,5.

Les autres parties du crâne et la dentition supérieure sont inconnues, de sorte qu'il est impossible d'observer le degré de complication de M^3 . Il faut s'attendre cependant à un stade similaire à celui de *N. Pinckneyi*.

La mandibule type (fig. 32 A et Pl. III, fig. 31) présente la même morphologie que celle des diverses espèces de *Nechoerus* s. s., et des dimensions comparables, qui correspondent aux $3/2$ d'un fort *Hydrochoerus* actuel.

La crête massétérienne est fortement développée, avec une conformation semblable à celle de *Hydrochoerus*; mais elle ne s'étend pas en avant au delà de la partie postérieure de P_4 , caractère que O. P. Hay a utilisé pour définir son genre *Nechoerus*.

La région antérieure est proportionnellement large et courte. Le diastème atteint environ 68-70 mm, compte tenu du bord alvéolaire de l'incisive qui est légèrement détérioré dans sa partie supérieure. Le diastème apparaît donc plus court que chez *N. magnus*.

L'alvéole de l'incisive est conservé presque intégralement. Sa section est elliptique et mesure $17,5 \times 15$. Le petit axe est transversal, mais incliné vers l'extérieur et vers le bas. Ces dimensions indiquent une dent de force comparable à celle des diverses espèces de *Nechoerus* s. s. Vers l'arrière, le renflement alvéolaire interne de l'incisive se prolonge jusqu'au tiers antérieur de M_1 . Il ne m'est pas possible de dire s'il atteint la même hauteur que chez *N. Pinckneyi*.

Les mesures de la série dentaire inférieure, comparées à celle des autres espèces de *Nechoerus* s. s., apparaissent dans le tableau I.

TABLEAU I
Mesures de la dentition inférieure de *Nechoerus* s. s.

	<i>N. Sirasakae</i> Equat. occidental			<i>N. Pinckneyi</i>	<i>N. robustus</i>	<i>N. giganteus</i>	<i>N. magnus</i> NE Argentine				
	type		para-	paratype du Texas	Amér. Centrale	Brésil oriental	type		ex. de	ex. d'Entre Ríos	
	EPN, V. 1120		type				Mus. Paris		Lujan		
	mes. Spill.	mes. Hoffst.	mes. Hoffst.	mesures Hay	mes. Leidy	mes. Winge	mes. Boule	mes. Amegh.	mes. Amegh.	mes. Amegh.	mes. Kragl.
Diastème.....		70 a							100		80 (calculé)
Série molariforme.....	116	117		108 (calculé)		104	119		118	119	118
P_4 longueur....	28	28	29,5	29	25	23,7	31		29	30	30
largeur.....	13	13	13	13	13				12		11
M_1 longueur ..	28,5	27,5	27,5			21	25	26	25	27	27
largeur.....	14	14,6	14					15	12,5		15
M_2 longueur....	29	28,5	28			25	28	28	28	26	27
largeur.....	17	19,5	18,5					20	17,5		17
M_3 longueur....	29	31,5				32,7	34		33	34	32
largeur.....	21	21,5				21,5			21	19	20

On voit que, dans l'ensemble, les dimensions de *N. Sirasakae* sont très voisines de celles de *N. Pinckneyi* et de *N. magnus*. L'espèce équatorienne paraît un peu plus forte que *N. giganteus* du Brésil, mais il est difficile de tirer des conclusions sur si peu d'exemplaires, surtout si l'on remarque que les dimensions des dents, comme celles des os, croissent avec l'âge chez les Hydrochoerins. Cependant on notera que, chez l'exemplaire brésilien, les molariformes antérieures sont remarquablement courtes par rapport à la dernière molaire ; ce peut être là un caractère spécifique ; mais c'est peut-être aussi un caractère juvénile. En effet, F. Ameghino a rapporté à *N. giganteus*, à cause de ses dimensions similaires, un exemplaire de Lujan que sa provenance pourrait faire considérer comme un *N. magnus* juvénile.

La morphologie des molaires de *N. Sirasakae* est du type *Hydrochoerus* et *Neochoerus*, mais correspond à un stade d'évolution un peu plus avancé que chez les espèces classiques. Sur ce point je suis en accord avec F. Spillmann, mais les différences observées n'ont pas plus qu'une valeur spécifique.

Chez le type, la prémolaire inférieure P_4 est formée comme de coutume par 3 prismes triangulaires échancrés sur leur face interne. Le premier est peu profondément échancré ; sa lame antérieure forme un redent qui détermine un angle en avant de la dent ; sa lame postérieure est à peine rattachée au prisme suivant par son extrémité interne. Le second et le troisième prismes sont réunis entre eux par un isthme oblique placé entre deux échancrures, dans la partie centrale de la dent. Il résulte de cette structure que le flanc externe forme 3 colonnes et le flanc interne, 5.

Le paratype (fig. 32B) montre des différences intéressantes. Le premier prisme est complètement séparé du

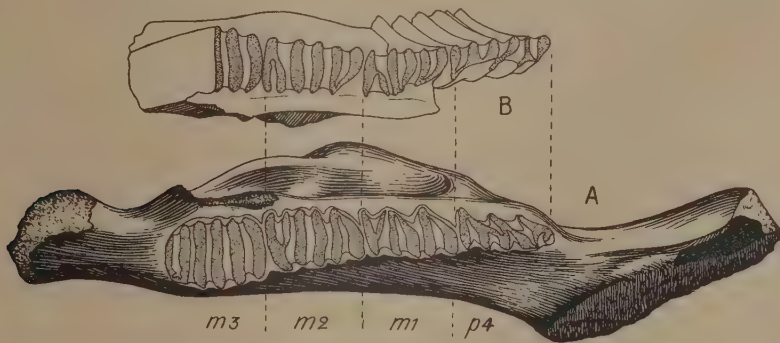


FIG. 32. — *Neochoerus Sirasakae* (SPILLM.).

A : type, EPN, V. 1120, branche mandibulaire gauche ;

B : paratype, EPN, V. 1119, P_4 , M_1 , M_2 , M_3 (brisée) droites. $\times 1/2$, La Carolina (Guayas), coll. F. Spillmann.

second ; et ce n'est pas là un caractère temporaire, car la séparation se poursuit sous forme d'un sillon visible sur toute la longueur de la dent ; il en résulte l'existence de 6 colonnes sur le flanc interne. D'autre part la lame antérieure, au lieu de former un redent avec un angle antérieur, reste simple, mais elle est étranglée et coudée près de sa jonction avec la seconde lame du premier prisme ; cette disposition produit une ébauche de colonne supplémentaire sur le flanc externe. Ces différences de structure montrent bien que celle-ci est sujette à une certaine variabilité individuelle, dont il faut tenir compte dans les différenciations spécifiques. Et cette variabilité serait particulièrement marquée si, comme le pense F. Spillmann, le paratype et le type correspondent au même individu.

M_1 est formée par 3 prismes entièrement libres. Les deux premiers sont en forme de V ouverts à l'intérieur ; le 3^e dessine un Y échancré à l'extérieur. On remarque donc qu'a disparu ici la liaison entre les deux derniers prismes qui s'observe chez les divers Hydrochoerins décrits antérieurement. M_2 correspond à une structure classique, avec 4 éléments. Le premier est un V ouvert à l'intérieur, les deux suivants sont des lames simples et le dernier est un Y ouvert à l'extérieur. M_3 comprend 6 lames au total. Les 4 premières sont libres. Les 2 postérieures sont réunies sur le côté interne. On observe d'ailleurs dans la figure donnée par F. Spillmann, sur le bord postéro-interne de la 5^e lame, un petit crochet qui représente l'isthme d'union avec la 6^e lame,

laquelle n'a pas été figurée. On remarquera à ce sujet que le soi-disant bord postérieur accidenté représenté par F. Spillmann ne concorde pas avec le contour régulier de l'alvéole et aurait dû attirer l'attention de cet auteur.

Cette dent postérieure ne se distingue donc de celle des autres *Nechoerus* que par la séparation complète des deux lames antérieures. Si ce caractère se révèle constant (il existe chez les deux échantillons V. 1120 et V. 1119), il peut servir à distinguer l'espèce *Sirasakae*.

J'ai récolté à La Carolina une partie distale d'*humérus* (P. III, fig. 32) qui paraît un simple agrandissement de la pièce homologue de *Hydrochoerus*. Malheureusement, l'épitrachée et le bord interne de la trochlée sont endommagés, ce qui interdit toute mesure précise. On peut cependant estimer à plus de 65 mm la largeur maxima distale, entre épicondyle et épitrachée, et à 45 mm environ la largeur de l'articulation distale. Ces chiffres sont supérieurs à ceux trouvés par L. Kraglievich chez *Protohydrochoerus pertubidus* (AMEGH.).

Le *cubitus* est connu par une partie proximale qui a perdu l'épiphyse olécraniennne. Sa morphologie concorde avec celle de *Hydrochoerus*. Il atteint 47,7 d'épaisseur entre le bord postérieur et le bec de l'olécrâne et 37,5 entre le même bord postérieur et l'apophyse coronoïde. Ces dimensions équivalent sensiblement à celles de *Protohydrochoerus pertubidus* données par L. Kraglievich, mais l'adulte devait les dépasser.

Un *métacarpien III*, privé de son épiphyse distale répond aux dimensions suivantes :

Longueur (sans l'épiphyse distale) : 97. — Largeur proximale : 27,3. — Épaisseur proximale : 24,5. — Largeur minima de la diaphyse : 20,5. — Épaisseur minima de la diaphyse : 16,7. — Largeur distale de la diaphyse : 29,2.

On peut estimer la longueur totale à 105-110. L'os est donc plus court que chez *Pr. pertubidus*, qui atteint 119 ; mais il est en même temps beaucoup plus trapu. Sa morphologie est tout à fait comparable à celle de *Hydrochoerus*, mais plutôt massive et avec une taille bien supérieure.

Une épiphyse distale de *fémur* droit (Pl. III, fig. 33), détachée naturellement d'un os subadulte, correspond aux dimensions suivantes :

Épaisseur antéro-postérieure maxima sur le bord interne : 91. — Épaisseur perpendiculaire au bord postérieur des condyles : 85,5. — Largeur distale entre épicondyles : 73. — Largeur du condyle interne : 26,5. — Largeur du condyle externe : 30. — Largeur de la facette patellaire : 30 a.

La morphologie est bien celle d'un *Hydrochoeriné*, avec un grand développement antéro-postérieur, un condyle interne très saillant et un condyle externe plus écrasé mais plus large.

Le *calcaneum* est représenté par deux pièces. L'une a perdu son épiphyse proximale ; l'autre (Pl. III, fig. 35) est complète mais avec la suture encore visible. Cette dernière mesure 109 de longueur ; l'autre indique un individu un peu plus fort. La largeur maxima est de 47 et l'épaisseur atteint 45 au niveau de l'apophyse cochléaire. Cet élément est morphologiquement très comparable à celui de *Hydrochoerus* ; il est un peu plus fort que celui de *Protohydrochoerus*.

Un *métatarsien II* intact (Pl. III, fig. 34) correspond aux dimensions suivantes :

Longueur totale : 95. — Largeur proximale (à l'extrémité) : 17,5. — Épaisseur proximale : 29,5. — Largeur maxima distale : 25,5.

Ici encore l'os est très comparable à celui de *Hydrochoerus* par ses proportions et ses détails morphologiques. Il est plus court que celui de *Protohydrochoerus* (qui atteint 117 de long), et beaucoup plus trapu.

Un *métatarsien III*, privé d'épiphyse distale, mesure :

Longueur (sans épiphyse distale) : 101,5. — Largeur proximale : 29,5. — Épaisseur proximale : 27,6. — Largeur minima : 21. — Épaisseur minima : 15,3. — Largeur distale de la diaphyse : 29.

Les chiffres précédents conduisent à attribuer à cet élément une longueur totale de 110 à 115. Il est donc plus court que celui de *Protohydrochoerus* qui atteint 130, mais nettement plus large. Il est plus long que celui de *N. giganteus* qui mesure 90,5 d'après H. Winge. Ses proportions sont comparables à celles de *Hydrochoerus*. Dans une comparaison avec ce dernier j'ai observé que l'articulation proximale avec le grand cunéiforme est unique chez le fossile, divisée en deux chez l'espèce actuelle ; il en est de même pour l'articulation latérale avec le métatarsien IV qui est double dans l'exemplaire moderne, simple chez le fossile. Mais il faudrait, pour chaque espèce, déterminer les possibles variations individuelles.

Un certain nombre de phalanges de la même espèce ont été recueillies mais n'ont pu être séparées, faute de pièces de comparaison.

En résumé, le grand Capybara de la faune carolinienne rappelle de près les *Nechoerus* d'Argentine et d'Amérique du Nord. Il s'en distingue principalement par sa morphologie dentaire un peu plus évoluée, où l'on observe certaines dispositions que Kraglievich et Parodi [1940] avaient figurées parmi les types d'une « époque future ». Il paraît un peu plus grand que l'espèce brésilienne, qui est trop mal connue pour que soit possible une comparaison sérieuse. Il est donc légitime de lui conserver un nom spécifique particulier : *N. Sirasakae* (SPILLM.).

L'animal avait les proportions d'un *Hydrochoerus* moderne ; mais il atteignait une taille 1 fois 1/2 à 1 fois 3/4 plus forte. Il est probable qu'il représentait, comme le Capybara actuel, une forme semi-aquatique qui fréquentait les eaux de l'ancien fleuve de La Carolina.

CARNIVORES

Les Carnivores fissipèdes sont représentés dans la faune actuelle de l'Équateur par les familles, genres et sous-genres suivants :

CANIDAE : *Dusicyon* (*Dusicyon*), *Cerdocyon* (*Cerdocyon*, *Atelocynus*), *Speothos*.

URSIDAE : *Tremarctos*.

PROCYONIDAE : *Procyon*, *Nasua*, *Bassaricyon*, *Potos*.

MUSTELIDAE : *Mustela*, *Grammogale*, *Galera*, *Grison*, *Conepatus*, *Lutra*, *Pteronura*.

FELIDAE : *Felis* (*Puma*, *Leopardus*, *Noctifelis*, *Dendrailurus*, *Herpailurus*), *Panthera* (*Jaguaris*).

En ce qui concerne les fossiles pléistocènes, seuls des *Canidae* (*Caninae* et *Simocyoninae*) et *Felidae* (*Felinae* et *Machairodontinae*) figurent dans le matériel que j'ai récolté ou que j'ai pu examiner. Nous considérerons donc successivement ces 4 sous-familles.

Auparavant, il convient cependant de signaler deux mentions qui sortent de ces cadres.

Selon F. Spillmann [1931, p. 64], la faune fossile de la Sierra équatorienne comprendrait également un Mustélidé semblable au petit *chucurí* actuel, qui a reçu entre autres le nom de *Mustela auriventris* GRAY (*nec* HODGSON), mais que Cabrera et Yepes [1940] placent dans la grande espèce *Mustela frenata* LICHTENSTEIN. Rien dans la collection Spillmann ni dans d'autres récoltes ne me permet de confirmer cette indication.

Par ailleurs, H. E. Anthony [1925, p. 317] fait figurer dans la liste des fossiles de Chalán un Ursidé sous le nom de *Arctotherium* sp. ? Je ne connais pas le matériel sur lequel est basée cette information et n'ai rien trouvé personnellement qui puisse l'appuyer ; seule une forte canine en mauvais état (V. 1905), récoltée par C. Reyes à Chalán, pourrait se rapporter à un grand Ours. Il serait intéressant qu'une description du matériel récolté par les missions de l'American Museum établisse l'existence en Équateur de ce genre, classique plus au Sud, mais dont les relations avec les Ours fossiles de l'Amérique du Nord ne sont pas encore complètement éclairées.

CANIDAE CANINAE

Les Caninés sud-américains comprennent d'abord de grandes formes éteintes, plus ou moins apparentées aux Chiens et aux Loups, et que les auteurs ont classées dans les genres *Canis* LINNÉ 1758 et *Theriodictis* MERCERAT 1891, bien que, selon G. G. Simpson [1945, p. 109], la présence de véritables *Canis* dans les espèces sauvages sud-américaines soit très douteuse et que possiblement certaines des formes décrites sous ce nom se rapprocheraient plutôt du genre nord-américain *Aenocyon* MERRIAM 1918. Ces animaux ont été décrits dans le Pléistocène d'Argentine et de Bolivie et L. Kraglievich en a fait une bonne revision en 1928, mais ils ne figurent pas dans la faune équatorienne.

Les autres Caninés de l'Amérique du Sud ont, par leur aspect et leurs coutumes, plus de rapports avec les Renards qu'avec les Chiens, d'où le nom de *Zorros* qui leur est fréquemment attribué. Leur classification est extrêmement confuse. Cependant elle a été clarifiée par les travaux de L. Kraglievich [1930 a], A. Cabrera [1932], W. H. Osgood [1934] et F. Kühnhorn [1938]. J'admettrai ici 4 genres.

- 1) *Dusicyon* H. SMITH 1839 a pour génotype *D. australis* (KERR), forme récemment éteinte aux îles Malouines. Ce genre comprend de nombreuses espèces, dont certaines encore très discutées, et qui sont connues comme *Zorros de campo* car elles affectionnent les terrains découverts chauds ou froids selon les cas. On peut les séparer en deux sous-genres :
- Dusicyon s. s.*, dans lequel il faut inclure *Pseudalopex* BURMEISTER 1856, comprend actuellement les espèces suivantes, que je ne prétends pas discuter ici :
 - *D. (D.) australis* (KERR) des îles Malouines, le *warrah* des colons, aujourd'hui éteint.
 - *D. (D.) gymnocercus* (FISCHER), de la Pampa argentine, Uruguay, SE du Brésil et Paraguay. L. Kraglievich y admet comme sous-espèces : *culpaolus* (THOMAS) et *attenuatus* (KRAGLIEVICH).
 - *D. (D.) Smithersi* (THOMAS), de la Sierra Grande de Córdoba.
 - *D. (D.) patagonicus* (PHILIPPI), génotype de *Pseudalopex*, du Chili (jusqu'à 3.000 m), de l'Ouest argentin et de la Patagonie. Kraglievich y inclut comme sous-espèces : *gracilis* (BURMEISTER) et *zorruia* (THOMAS).
 - *D. (D.) lycoides* (PHILIPPI), de la Terre de Feu.
 - *D. (D.) culpaeus* (MOLINA), de la région andine, depuis l'Équateur jusqu'à la Patagonie. On y reconnaît les sous-espèces : *magellanicus* (GRAY), *andinus* (THOMAS) et *Riveti* (TROUSSERT) = *Reissi* (HILZHEIMER).
 - *D. (D.) inca* (THOMAS), des Andes du Pérou.
 - *D. (D.) fulvipes* (MARTIN), de l'île Chiloe.
 - *D. (D.) Sechurae* (THOMAS), des zones arides littorales, depuis le NW du Pérou jusqu'au centre W de l'Équateur.
 - Lycalopex* BURMEISTER 1854 comprend comme type et unique espèce *D. (L.) vetulus*, qui habite le S et le centre du Brésil, également en zones découvertes et qui se singularise par son museau court et par sa dentition relativement faible. Il n'est pas représenté en Équateur.
- 2) *Cerdocyon* H. SMITH 1839 a pour génotype *C. thous* (L.). Il est parfois inclus dans le genre précédent, par exemple par G. G. Simpson [1945]. Mais, comme l'ont souligné Cabrera et Yepes [1940], il s'en distingue d'abord par son habitat : il s'agit, en effet, d'animaux qui vivent en forêt tropicale ou subtropicale et qui sont connus comme Chiens des bois, *Zorros de Monte*, *Cachorros do Matto* pour cette raison. De plus, ils présentent un certain nombre de caractères distinctifs : front convexe, apophyse angulaire large, ongles courts et grosses pelotes sous les pattes, caecum court et non enroulé, etc., qui s'opposent à ceux des vrais *Dusicyon* et peuvent justifier une séparation générique. On peut y distinguer deux sous-genres :
- Cerdocyon s. s.* comprend la grande espèce *C. (C.) thous* (L.) qui habite les forêts tropicales et subtropicales sud-américaines depuis le Venezuela et la Colombie au Nord jusqu'au Pérou, la Bolivie, le N de l'Argentine et l'Uruguay au Sud. Chose curieuse, il n'a jamais été signalé dans l'Équateur oriental ; cependant un crâne de cette région, qui appartient aux collections de l'EPN, semble devoir lui être rapporté ; par ailleurs J. A. Allen [1916] cite un autre crâne avec la provenance de « Quito », qu'il faut sans doute traduire « Équateur ».
 - Atelocynus* CABRERA 1940, dont le type et unique espèce est *C. (A.) microtis* (SCLATER 1822), est connu à l'intérieur du Brésil, mais de plus, d'après les observations de G. Orcés (1944), il s'étend jusqu'au Haut-Napo, sur le territoire de l'Équateur.
- 3) *Urocyon* BAIRD 1857 est proprement un genre de l'Amérique du Nord et du Centre ; mais l'une de ses espèces, *U. Guatemalae* MILLER, le *Chacalillo del istmo*, s'est étendue jusqu'en Colombie et au Venezuela, où elle s'est différenciée en races géographiques. Elle figure donc parmi la faune sud-américaine d'introduction récente.
- 4) *Chrysocyon* H. SMITH 1839 est un animal tout différent des précédents, beaucoup plus fort et haut sur pattes. Son génotype et unique espèce est *Chr. brachyurus* (ILLIGER) = *jubatus* (auct.), connu en Amérique du Sud sous le nom de *Aguaraguazú* ou *Lobo de crin*. Il habite le S et l'E du Brésil, le Paraguay et le N de l'Argentine.

De cette sous-famille, il n'existe dans la faune fossile équatorienne que de vrais *Dusicyon s. s.*, qui, d'ailleurs, se rapprochent beaucoup des espèces actuelles du pays, aussi bien par les caractères morphologiques que par la répartition géographique. Au Pléistocène supérieur comme aujourd'hui, il existait sur la côte une petite forme semblable à *D. (D.) Sechurae*, mais elle y était très abondante ; pendant ce temps l'espèce *D. (D.) culpaeus* vivait en altitude dans la région interandine.

Dusicyon (Dusicyon) Sechurae (THOMAS) subsp. *elenensis* nov.

Pl. IV, fig. 4 à 25.

(?) = *Protolycalopex osborni* SPILLMANN [1942, *nomen nudum*].(?) = *Protolycalopex elenensis* SPILLMANN [1948, p. 236, *nomen nudum*].

MATÉRIEL. — *Holotype* : Un crâne incomplet, brisé en avant des frontaux et du sphénoïde (EPN, V. 3042, Pl. IV, fig. 4).

Paratypes :

Un occipital (V. 3043, Pl. IV, fig. 5), un jugal (V. 3053), un prémaxillaire (V. 3054), fragment de maxillaire avec P¹ M¹ M² (V. 3055, Pl. IV, fig. 6), mandibules plus ou moins incomplètes (V. 2933, Pl. IV, fig. 8, 2939, 2926, Pl. IV, fig. 7, 2916, 2942);

dents supérieures isolées : I³ (V. 3077), C¹ (V. 3265), P² (V. 3068), P³ (V. 3089), P⁴ (V. 3092), M¹ (V. 3099), M² (V. 3075), Dc¹ (V. 3079), Dp⁴ (V. 3056);

dents inférieures isolées : C₁ (V. 3517), P₂ (V. 3508), P₃ (V. 3506), P₄ (V. 3501), M₁ (V. 3480), M₂ (V. 3473), Dc₁ (V. 3533);

atlas (V. 3100, Pl. IV, fig. 9), axis (V. 3101, Pl. IV, fig. 10), vertèbres cervicales 3 (V. 3102, Pl. IV, fig. 11), 4 (V. 3103), 5 (V. 3104), 6 (V. 3105), 7 (V. 3106), vertèbres dorsales (V. 3107, 3108, 3109), vertèbres lombaires (V. 3110, 3111), sacrum (V. 3112, Pl. IV, fig. 12), vertèbres caudales (V. 3451, 3461, 3464, 3465, 3466), sternèbres (V. 3628, 3627, 3631), côtes (V. 3598, 3597, 3594, 3606);

omoplates incomplètes (V. 3140, Pl. IV, fig. 13, 3145), humérus (V. 3146, Pl. IV, fig. 14, 3147), radius (V. 3166, Pl. IV, fig. 15, 3170), cubitus incomplets (V. 3187, 3188, 3189, Pl. IV, fig. 17), métacarpiens (Pl. IV, fig. 18), I (V. 3242), II (V. 3257), III (V. 3269), IV (V. 3291) et V (V. 3307);

demi-bassins (V. 3200, Pl. IV, fig. 19, 3207), fémurs incomplets (V. 3213, Pl. IV, fig. 20, 3210, 3211, Pl. IV, fig. 21, 3212), tibias (V. 3232, Pl. IV, fig. 22, 3231, 3230), calcanéum (V. 3384, Pl. IV, fig. 24), astragale (V. 3397, Pl. IV, fig. 23), naviculaire (V. 3115), métatarsiens (Pl. IV, fig. 25), II (V. 3325), III (V. 3346), IV (V. 3355), V (V. 3369), phalanges (V. 3678, 3685, 3716).

Matériel rapporté à la même espèce : Nombreuses pièces appartenant aux catégories précédentes.

GISEMENT ET AGE GÉOLOGIQUE. — Toutes les pièces précédentes proviennent du Pléistocène supérieur (Carolinien) de la région de La Carolina.

DESCRIPTION. — Les restes d'un petit *Dusicyon* abondent dans le gisement de La Carolina. Un bon nombre figurent dans la collection F. Spillmann. J'en ai moi-même recueilli en quantité.

C'est presque certainement à cette forme que se rapporte le nom de *Protolycalopex osborni* SPILLMANN 1942. Mais l'auteur s'est contenté de le citer dans son travail sans aucune autre indication. Il mentionne aussi le nouveau genre dans sa publication de 1941, où il donne en référence un travail, probablement resté inédit, intitulé : « Nuevos cánidos fósiles y subfósiles de la República del Ekuador, 1940 ». Enfin, en 1948, il donne un autre *nomen nudum*, *Protolycalopex elenensis* SPILLM., qui concerne probablement le même animal.

En fait, la forme fossile est très voisine de l'espèce actuelle *D. (D.) Sechurae* (THOMAS). Celle-ci est classiquement connue dans la région subdésertique du NW du Pérou. Elle est également fréquente dans la province de El Oro, dans le SW de l'Équateur; et elle s'étend plus au N jusqu'à Manta d'après J. A. Allen [1916]. Elle semble donc habiter toute la région littorale aride depuis le N du Pérou jusqu'au centre de l'Équateur. A. Cabrera la place dans le genre *Lycalopex*, à côté de *L. vetulus*, mais d'accord avec G. Orcès, je lui trouve beaucoup plus d'affinités avec les vrais *Dusicyon*.

Cette espèce actuelle est malheureusement très mal représentée dans les collections ostéologiques de Quito. J'ai pu disposer seulement d'un crâne, provenant d'un exemplaire de El Oro,

et qui correspondrait, d'après le collecteur, à un individu particulièrement grand : la pièce mesure 125 du basion au prosthion et 62 de diamètre bizygomatique (Pl. IV, fig. 1-3).

Ce faible matériel de comparaison rend difficile l'étude de la forme fossile. Cependant la morphologie crânienne et celle du système dentaire révèlent quelques différences qui paraissent significatives. Pour le reste du squelette, je me contenterai d'une rapide étude biométrique, qui permettra peut-être, par la suite, de comparer les marges de variations avec celles de la forme actuelle. Il faut noter d'ailleurs que, dans ce groupe très homogène, il y a peu de probabilité de trouver des détails significatifs dans la morphologie osseuse.

Dans ces conditions, il serait hasardeux de séparer spécifiquement les deux formes, actuelle et fossile. Je préfère attribuer à cette dernière un nom subspécifique, *elenensis*, amplement justifié par les caractères différentiels observés dans le crâne. Peut-être une étude postérieure montrera qu'il s'agit en réalité d'une espèce distincte.

Le crâne est surtout connu par la pièce type qui indique un animal dont la taille était très voisine de l'espèce actuelle de comparaison. Quelques pièces fragmentaires permettent, en outre, d'établir des variations. Les dimensions des fossiles sont données ci-après, ainsi que celles de la pièce de comparaison.

TABLEAU II
Mesures du crâne de *Dusicyon Sechurae*.

	<i>D. Sechurae elenensis</i>				<i>D. S. Sechurae</i>
	V. 3052	3042 (type)	3044	3043	
Longueur inion-bregma.		36			36,5
Longueur bregma-nasion.		42			40
Diamètre interorbitaire.	23	25,7			19,7
Diamètre sur les processus postorbitaires des frontaux.	34,5	35,4			28
Diamètre sur la constriction postorbitaire.	24	24,3			19,8
Diamètre maximum de la boîte crânienne.		42,5			41,5
Diamètre bimastoïde.		41,1			43,7
Diamètre sur les processus paroccipitaux.		30		32,2	31
Diamètre bicondyalaire.		23,5	24	25,7	24,7
Hauteur, du plan basioccipital au sommet des pariétaux.		35,5			35,6
Hauteur basion-inion.		28,5		29	28,5

On voit par l'examen de ce tableau et des figures 1 et 4, Pl. IV, que le fossile diffère essentiellement de la forme actuelle par une largeur plus grande de la région frontale. Les différences portent sur la constriction postorbitaire, sur l'étendue de la surface frontale entre les processus postorbitaux et sur la distance interorbitaire. On voit, au contraire, que toutes les autres dimensions sont identiques à 2 mm près.

Les figures 3, 7, 8, Pl. IV, montrent que la mandibule du fossile est construite sur le même type que chez l'espèce actuelle. Cependant sa branche montante est plus basse et le processus coronoïde est plus incliné vers l'arrière. A longueur égale, la pièce fossile apparaît un peu plus lourde.

La formule dentaire est la même que chez tous les *Dusicyon*. Un exemplaire se particularise cependant par l'absence de P_1 , mais il s'agit certainement d'une exception individuelle. Les détails morphologiques des dents sont pratiquement identiques à ceux de la forme actuelle de comparaison. Les dimensions des prémolaires et molaires sont les suivantes, comparées à celles de l'exemplaire de *D. S. Sechurae* :

TABLEAU III
Mesures des dents de *Dusicyon Sechurae*.

		<i>D. S. elenensis</i>	<i>D. S. Sechurae</i>
P ¹ longueur.....		non observé	2,7
largeur.....		—	2,0
P ² longueur.....	(1 ex.)	7	6,6
largeur.....		2,8	2,3
P ³ longueur.....	(1 ex.)	7,4	7,9
largeur.....		3,0	2,6
P ⁴ longueur max. du tubercule antéro-interne à la pointe postérieure.....	(11 ex.)	11,5 à 12,9 moy. 11,95	11,5
largeur perpendiculaire au bord externe.....		5,6 à 7,0 moy. 6,3	6,0
M ¹ longueur sur le bord externe.....	(13 ex.)	8,3 à 9,3 moy. 8,8	8,0
largeur perpendiculaire au bord externe.....		9,5 à 11,1 moy. 10,25	9,5
M ² longueur sur le bord externe.....	(4 ex.)	5,8 à 6,4 moy. 6,1	6,0
largeur perpendiculaire au bord externe.....		6,8 à 7,7 moy. 7,25	6,6
P ₁ longueur.....	(5 ex.)	2,6 à 3,0 moy. 2,75	2,8
largeur.....		1,8 à 2,1 moy. 2,0	1,8
P ₂ longueur.....	(19 ex.)	5,5 à 6,7 moy. 6,1	6,5
largeur.....		2,2 à 3,1 moy. 2,6	2,3
P ₃ longueur.....	(19 ex.)	5,8 à 7,8 moy. 7,0	7,2
largeur.....		2,5 à 3,6 moy. 2,9	2,6
P ₄ longueur.....	(9 ex.)	7,0 à 8,5 moy. 7,7	7,5
largeur.....		3,2 à 4,3 moy. 3,6	3,1
M ₁ longueur.....	(29 ex.)	11,7 à 13,6 moy. 12,7	12,0
largeur.....		4,8 à 5,9 moy. 5,3	4,8
M ₂ longueur.....	(19 ex.)	6,3 à 8,0 moy. 7,2	6,6
largeur.....		4,9 à 6,0 moy. 5,3	4,7
M ₃ longueur.....		non observé	4,0
largeur.....		—	3,1

On voit par ces chiffres qu'il y a peu de différences entre les deux formes ; cependant, il apparaît que, dans les dents supérieures du fossile, P⁴ et plus encore M¹ et M² sont un peu plus puissantes et que surtout M² est relativement plus large. Dans la dentition inférieure, les 3 dernières prémolaires sont relativement épaisses ; les deux premières molaires sont plus fortes et en particulier M₃ est systématiquement plus large.

Les éléments de la *colonne vertébrale* (Pl. IV, fig. 9, 10, 11, 12) sont pratiquement tous connus. Je ne donnerai que les dimensions les plus typiques.

ATLAS. Largeur maxima (2 ex.) : 37,5 et 37,7. — Longueur maxima (3 ex.) : 20,3 à 23,2, moy. 21,3. — Largeur des articulations antérieures (5 ex.) : 22,8 à 25, moy. 24,0. — Largeur des articulations postérieures (5 ex.) : 16,2 à 19,5, moy. 17,5.

AXIS. Longueur sur le centrum (3 ex.) : 30,7 à 34,2, moy. 32,0. — Longueur de l'arc neural (3 ex.) : 27,5 à 33, moy. 30,8. — Largeur des articulations antérieures (5 ex.) : 16,8 à 18,2, moy. 17,5. — Largeur sur les postzygapophyses (4 ex.) : 16,8 à 18,1, moy. 17,4.

SACRUM. Longueur sur les corps vertébraux : 26. — Largeur en avant : 28,9.

Les éléments du *membre antérieur* et de sa ceinture (Pl. IV, fig. 13 à 18) répondent aux dimensions suivantes :

OMOPLATE. Grand diamètre sur l'apophyse coracoïde (5 ex.) : 13 à 16,2, moy. 14,8. — Petit diamètre de la cavité glénoïde (5 ex.) : 7,5 à 10,5, moy. 9,1.

HUMÉRUS. Longueur (6 ex.) : 97,7 à 115,4, moy. 105,6. — Diamètre antéro-postérieur proximal (7 ex.) : 21,5 à 25,6, moy. 23,3. — Largeur distale maxima (15 ex.) : 17,0 à 20,2, moy. 18,4.

RADIUS. Longueur (3 ex.) : 84,7 à 98, moy. 89,6. — Largeur proximale max. (9 ex.) : 8,8 à 10,4, moy. 9,7. — Largeur distale max. (8 ex.) : 11,2 à 13,3, moy. 12,4.

CUBITUS. N'est connu que par des fragments.

MÉTACARPIEN I. Un seul exemplaire, de 13,7 de long, paraît plus petit que la moyenne.

MÉTACARPIEN II. Longueur (20 ex.) : 33,0 à 42,7, moy. 38,0.

MÉTACARPIEN III. Longueur (8 ex.) : 38,3 à 45,6, moy. 43,2.

MÉTACARPIEN IV. Longueur (9 ex.) : 36,6 à 46,7, moy. 42,6.

MÉTACARPIEN V. Longueur (11 ex.) : 35,0 à 40,5, moy. 37,2.

Ceux du *bassin* et du *membre postérieur* (Pl. IV, fig. 19 à 25) correspondent aux dimensions suivantes :

BASSIN. Longueur maxima (3 ex.) : 74 à 82,5, moy. 79,5. — Longueur de l'ilion depuis le bord de la cavité cotyloïde (5 ex.) : 40,6 à 46,2, moy. 43,0. — Largeur maxima de l'ilion (4 ex.) : 18,5 à 22,5, moy. 20,9. — Diamètre antéro-postérieur de la cavité cotyloïde (5 ex.) : 10,7 à 13,2, moy. 11,9.

FÉMUR. Aucun exemplaire complet. Largeur proximale (9 ex.) : 20,3 à 24,2, moy. 22,0. — Largeur au milieu (9 ex.) : 7,3 à 8,7, moy. 8,0. — Largeur distale (4 ex.) : 17,7 à 19,5, moy. 18,7.

TIBIA. Un seul exemplaire complet, accuse 116 de long, mais correspond à un des plus petits individus. Largeur proximale (7 ex.) : 18,5 à 22,4, moy. 20,3. — Largeur distale (6 ex.) : 12,6 à 14,6, moy. 13,5.

CALCANÉUM. Longueur (15 ex.) : 24,2 à 31,2, moy. 28,3.

ASTRAGALE. Longueur perpendiculaire à la ligne unissant les bords antérieurs de la poulie tibiale (12 ex.) : 16,0 à 18,5, moy. 17,1.

MÉTATARSIEN II. Longueur (17 ex.) : 39,5 à 54,7, moy. 48,5. (*Remarque.* Ce plus petit exemplaire de 39,5 de long est assez séparé de l'ensemble des autres, mais correspond cependant à un adulte. Je crois qu'il appartient à la même forme. Cependant, si l'on en faisait abstraction, les caractéristiques de *D. S. elenensis* seraient : 44,5 à 54,7, moy. 49,1, ce qui affecterait peu la moyenne).

MÉTATARSIEN III. Longueur (14 ex.) : 46,5 à 59,6, moy. 54,0.

MÉTATARSIEN IV. Longueur (6 ex.) : 52,5 à 59,2, moy. 55,8.

MÉTATARSIEN V. Longueur (13 ex.) : 39,6 à 53,4, moy. 48,1. (*Remarque.* Ce lot comprend aussi un petit exemplaire adulte, assez détaché de l'ensemble des autres. Si on le considère comme distinct, les caractéristiques de *elenensis* seraient : 44,8 à 53,4, moy. 48,8).

Les phalanges sont connues par 70 proximales, 14 moyennes et 2 distales. Elles n'ont pas été séparées.

Les dimensions précédentes ne pourront être interprétées que lorsqu'il sera possible de les comparer avec des marges de variations et des moyennes établies sur l'actuel *Dusicyon Sechurae*.

Dusicyon (Dusicyon) culpaeus (MOLINA) subsp. cf. *Riveti* (TROUESSART 1906).

Pl. V, fig. 2 et 3.

(?) = *Speothos (Microcyon) Riveti* TROUESSART 1906 (CR. Ac. Sc., t. 43, p. 1185).(?) = *Canis magellanicus* Reissi HILZHEIMER 1906 (Zool. Anz., p. 116, *nomen nudum*).(?) = *Canis (Cerdocyon) magellanicus Riveti* TROUESSART [1911, p. A. 12-A.18, pl. II-VIII].

Les gisements de Punín ont fourni quelques restes, assez rares, d'un *Dusicyon* très comparable à celui qui vit actuellement dans le couloir interandin de l'Équateur.

Il est possible que la mandibule de Carnivore signalée par F. Etzold [1907], de même que le Canidé mentionné par H. E. Anthony [1925], correspondent à cette espèce, mais je n'ai pas vu les restes sur lesquels sont données ces indications.

La première pièce déterminable de cette forme est un crâne un peu déformé, avec la mandibule (Pl. V, fig. 2 et 3), qui ont été trouvés par G. E. Lewis dans une couche de cendres volcaniques de la quebrada Colorada, près de Punín. La pièce a été remise au Peabody Museum de New Haven et le Dr J. T. Gregory m'en a communiqué un moulage (EPN, V. 2893).

Plus récemment, j'ai trouvé dans le même gisement une canine de cet animal. Enfin, mon collaborateur C. Reyes a récolté, dans la quebrada de Chalán (Punín), une boîte crânienne avec l'arc zygomatique droit, un radius, un tibia et une vertèbre lombaire.

Tout ce matériel concorde parfaitement avec la forme actuelle *Dusicyon (D.) culpaeus Riveti* (TROUESSART) dont j'ai étudié divers crânes (Pl. V, fig. 1, 1 a, 1 b) et un squelette complet. En particulier, le crâne du Peabody Museum est tout à fait comparable à celui des mâles de cette sous-espèce. On y note bien quelques différences, mais elles sont dues à la déformation évidente du fossile. En effet, chez celui-ci, la partie cérébrale est un peu abaissée et toute la partie postérieure est légèrement écrasée sur son côté gauche. Les dimensions essentielles, comparées à celles de la forme actuelle, sont les suivantes :

TABLEAU IV

Mesures du crâne de *Dusicyon culpaeus*.

	<i>D. culpaeus</i> fossile		<i>D. culpaeus Riveti</i> (4 exemplaires)	
	V. 2893	V. 2894		
Longueur inion-prosthion.	168		163,5 à 175	moy. 169,6
Hauteur du sommet de la crête sagittale sur la base des condyles.	49	50,5	48,4 à 52,7	moy. 50,8
Largeur bizygomatique.	987	90	89 à 93,4	moy. 90,8
Largeur bimastoïde.	54	54,6	53,8 à 55,8	moy. 54,0
Largeur bicondyloïde.	déformé	27,7	28,4 à 30,2	moy. 29,2
Largeur entre les bords externes des carnassières	46		47,5 à 49	moy. 48,3
Largeur du museau sur les canines.	28,5		27,4 à 27,8	moy. 27,6
Largeur interorbitaire.	33,5		28 à 30,7	moy. 29,5
Largeur de la constriction postorbitaire.	27		23,7 à 27	moy. 25,8
Longueur de la série C ¹ -M ² (à droite).	72		72,5 à 74,5	moy. 73,4
Longueur de P ¹ (bord externe).	16,2		15,6 à 16,1	moy. 15,8
Longueur de la mandibule depuis le milieu du bord post. du condyle.	123		124 à 128	moy. 126,7
Hauteur derrière M ₃	21,2		19,8 à 22	moy. 20,7
Hauteur de l'apophyse coronoïde sur le bord in- férieur.	41		45,1 à 47,7	moy. 46,0
Longueur de la série C ₁ -M ₃	82		81,7 à 83,8	moy. 83,0
Longueur de M ₁	17,3		16,8 à 17,6	moy. 17,1

On voit que ces dimensions sont très concordantes. La largeur interorbitaire légèrement plus forte peut être due à un léger écrasement de cette région. La seule différence qui pourrait être significative concerne l'apophyse coronoïde de la mandibule, qui paraît plus basse chez le fossile.

Les quelques autres pièces rencontrées dans la zone de Punín sont également très semblables aux éléments homologues de la forme actuelle.

Il semble donc qu'on puisse attribuer au fossile le nom de *Dusicyon (D.) culpaeus* cf. *Riveti* (TROUESSART).

La présence de cette forme d'altitude, qu'on ne connaît pas en climat tropical, est intéressante à souligner dans la faune puninienne. Elle indique que le couloir interandin, au 3^e Interglaciaire, avait déjà une altitude comparable à celle que nous lui connaissons aujourd'hui.

Il est possible qu'une indication de F. Spillmann [1938], qui signale un « *Canis magallanicus* » dans la faune d'Alangasí, corresponde au même animal. On sait, en effet, que ce nom désigne, dans la faune actuelle, la forme australe de *D. culpaeus*.

Dusicyon (Dusicyon) sp.

Pl. V, fig. 4.

(?) = *Canis magallanicus priscus* SPILLMANN [1933, p. 387, *nomen nudum*].

J'ai retrouvé dans la collection Spillmann un échantillon qui appartient également à un *Dusicyon* (EPN, V. 2892), mais qui représente un animal nettement plus fort. Malheureusement, l'exemplaire ne porte pas d'indication de provenance. Son étiquette originale comporte seulement un numéro (n° 21).

Il est certain, en tout cas, que la pièce provient de la Sierra. La gangue est un tuf volcanique gris, semblable à celui que l'on rencontre dans le 2^e et aussi dans le 3^e Interglaciaires.

Étant donné que c'est là le seul *Dusicyon* andin qui figure dans la collection Spillmann, il est vraisemblable qu'il corresponde à deux mentions faites par cet auteur. En 1931, F. Spillmann a signalé, dans la faune fossile de la Sierra équatorienne, une espèce de Renard (*Fuchsart*) semblable au « *Canis magallanicus* ». En 1938, il cite dans sa liste des fossiles de Llano Chico un « *Canis magallanicus priscus* n. spec. (*sic*) : Schädelfragment mit guter Bezahnung », lequel pourrait bien désigner la pièce figurée ici.

TABLEAU V

Mesures des dents supérieures de divers *Dusicyon*.

	fossile V. 2892	« <i>Canis</i> » <i>peruanus</i> d'ap. Nordenskiöld		<i>D. culpaeus Riveti</i> actuel (4 exemplaires)
Longueur de la série P ² -M ²	56,9			52,5 à 54,1 moy. 53,2
P ² longueur	9,5			8,1 à 9,2 moy. 8,9
largeur	4,2			3,1 à 3,7 moy. 3,4
P ³ longueur	12,2			10,0 à 11,0 moy. 10,5
largeur	4,2			3,5 à 4,0 moy. 3,7
P ⁴ longueur sur le bord externe	17,6	19	20	15,5 à 16,2 moy. 15,8
largeur antérieure	8,5			7,3 à 8,2 moy. 7,7
M ¹ longueur sur le bord externe	11,4	11	12	10,0 à 11,0 moy. 10,5
largeur maxima (oblique)	16,6	16	17,5	14,0 à 15,4 moy. 14,9
M ² longueur sur le bord externe	7,7		7,5	6,4 à 7,5 moy. 6,8
largeur maxima	12,6		11,5	10,7 à 11,4 moy. 11,1

On y voit encore un fragment très fruste de maxillaire, avec la racine de P^1 et les dents P^2 à M^2 en bon état. La morphologie de ces dents est très comparable à celle de *D. culpaeus*, mais les dimensions sont clairement plus fortes ; elles se rapprochent davantage de celles de « *Canis* » *peruanus* NORDENSKIÖLD, comme il apparaît ci-dessus (tableau V).

L'analogie morphologique de ce reste avec *D. (D.) culpaeus* me conduit à le placer parmi les *Dusicyon* s. s. Il rappelle surtout par sa taille un fossile andin plus méridional : « *Canis* » *peruanus* NORDENSKIÖLD [1908, p. 10-13, fig. 2-4]. Ce dernier provient d'une caverne de la zone de Tira-pata, située à plus de 3.800 m d'altitude. Mais il me semble dangereux de tenter une comparaison entre deux Canidés sans en connaître le crâne. Je crois donc préférable d'attendre un matériel meilleur et de provenance certaine avant de proposer une détermination de la pièce équatorienne.

Il est regrettable que le niveau géologique du fossile ne soit pas précisé. Je ne serais pas surpris qu'il appartienne à la faune chichéenne, puisqu'on ne le connaît pas dans les récoltes du Puninien et puisque la zone de Llano Chico, d'où il pourrait provenir, présente des coupes profondes qui atteignent des couches relativement anciennes. Il représenterait alors une forme du 2^e Interglaciaire, plus puissante que celle du 3^e ou de la faune actuelle.

CANIDAE SIMOCYONINAE

Les Simocyoninés se distinguent des Caninés par une spécialisation plus poussée vers le régime carnivore. La carnassière inférieure (M_1) est de type beaucoup plus sectorial par suite de l'atrophie des tubercules internes (méta- et entoconide). La carnassière supérieure (P^4) possède un tubercule antéro-interne (protocône ou deutéroconide) rudimentaire. De plus, les molaires tuberculeuses se simplifient, en particulier M^1 ; enfin, les dernières molaires ont tendance à s'atrophier ou à disparaître.

Il est curieux de constater que cette sous-famille, peut-être composite, est à présent représentée par trois genres très isolés géographiquement : il s'agit du Chien rouge ou Dhole d'Asie (*Cuon*), du Chien du Cap sud-africain (*Lycan*) et du Cachorro do Matto vinagre du Brésil (*Speothos* = *Icticyon*). Mais il faut y ajouter toute une série fossile connue depuis l'Oligocène en Europe et en Amérique du Nord.

La sous-famille est représentée dans la faune tropicale sud-américaine depuis le Pléistocène. On y distingue deux genres.

Le genre *Speothos* LUND 1839 comprend seulement aujourd'hui un petit Renard à pattes courtes, *Sp. venaticus* (LUND) qui vit en forêt à l'intérieur du Brésil et qui s'étend jusqu'aux Guyanes, en Équateur oriental, au NE du Pérou et au N du Paraguay. Il existait déjà dans la faune pléistocène du Brésil et il était accompagné par une espèce plus grande, *Sp. pacivorus* (LUND), aujourd'hui éteinte. On connaît également une variété de la première espèce, *Sp. v. panamensis* (GOLDMAN), dans la faune éteinte de Panama. Mais le genre ne figure pas dans les faunes fossiles équatoriennes.

Le genre *Protocyon* GIEBEL 1855, aujourd'hui éteint, correspond à des formes beaucoup plus puissantes, qui ont été d'abord décrites dans le Pléistocène brésilien. Nous le considérons plus en détail, étant donné qu'il possède un représentant dans la faune fossile du littoral équatorien.

Genre *Protocyon* GIEBEL 1855.

- = *Canis* (part.) auct., Lund [1838-42], Winge [1896b], Trouessart [1898], nec LINNAEUS [1758].
- = *Palaeocyon* LUND [1843], Ameghino [1889], Kraglievich [1928a], nec DE BLAINVILLE [1841].
- = *Protocyon* GIEBEL [1855], Palmer (1904, Index gen. mamm.), Simpson [1945].
- (?) = *Palaeospeothus* SPILLMANN [1941, p. 197, nomen nudum].
- (?) = *Palaeospeothos* SPILLMANN [1942, nomen nudum].
- (?) = *Palaeospeotus* SPILLMANN [1948, p. 261, nomen nudum].

Si l'on admet les synonymies reconnues par les auteurs à la suite de H. Winge [1896b], l'espèce type de ce genre a reçu successivement les noms suivants : *Canis spelaeus* LUND 1838 *nec* GOLDFUSS 1823, *Canis troglodytes* LUND 1839, *Canis lycodes* LUND 1843, *Palaeocyon validus* LUND 1843, *Protocyon troglodytes* (LUND) [Giebel 1855]. C'est généralement le second nom spécifique qui a été adopté bien que, puisqu'il ne s'agit pas d'un vrai *Canis*, ni même d'un *Canis s. l.*, le nom de *spelaeus* paraît acceptable. En fait, je n'ai pas la documentation suffisante pour discuter ici des synonymies et des priorités dans cette espèce et je lui conserverai donc son nom classique, *Protocyon troglodytes* (LUND).

Il s'agit d'une espèce des Cavernes de Lagoa Santa (Minas Geraes). H. Winge [1896b], d'après le matériel de Lund, en a fait connaître la majeure partie de la dentition définitive et quelques dents de lait, le maxillaire, des fragments de mandibule, l'axis et quelques os des membres.

On a placé par la suite dans le même genre (ou dans son synonyme *Palaeocyon* LUND *nec* BLAINVILLE), un certain nombre de grands Chiens fossiles d'Argentine et de Bolivie ; mais L. Kraglievich [1928a] a montré l'erreur de cette interprétation qui conduirait à confondre d'authentiques Caninés avec des Simocyoninés. De sorte que, jusqu'à une date récente, la seule espèce de *Protocyon* était le génotype, et l'aire de répartition du genre était limitée au Brésil oriental.

Dès 1949, L. J. Kraglievich m'a annoncé (conversation à Buenos-Aires, puis lettre du 4 avril 1950) la description d'une espèce nouvelle de ce genre, trouvée dans l'Ensénadien (Pléistocène inférieur) de Mar del Plata (Argentine). Je n'ai pas encore pu prendre connaissance de ce travail qui doit paraître dans le *Boletín del Museo de Mar del Plata*. Mais il faut souligner l'intérêt de cette trouvaille qui établirait l'existence du genre dans le Pléistocène inférieur et reporterait très au S sa limite d'extension.

Enfin, nous verrons qu'un *Protocyon* a également vécu au Carolinien (Pléistocène supérieur), dans la région littorale équatorienne. Cette observation prouve que le genre s'est maintenu jusqu'au sommet du Pléistocène ; elle montre en outre que son habitat s'est étendu, en zone intertropicale, jusqu'à la côte Pacifique.

*Protocyon Orcesi*¹ sp. nov.

Pl. IV, fig. 26 à 37.

(?) = *Palaeospeothus* SPILLMANN [1941, p. 197, *nomen nudum*].

(?) = *Palaeospeothus colomae* SPILLMANN [1942, *nomen nudum*].

(?) = *Palaeospeotus colomae* SPILLMANN [1948, p. 261, *nomen nudum*].

= *Protocyon* sp. HOFFSTETTER [1949b, p. 8].

MATÉRIEL. — *Holotype* : EPN, V. 2871 : branche mandibulaire gauche subcomplète, sans incisives (coll. Spillmann), Pl. IV, fig. 26, 26 a.

Paratypes :

V. 2877 : M¹ gauche, couronne intacte, racines incomplètes (Pl. IV, fig. 27).

V. 2872 : série P₁-P₄ et M₂ droites (Pl. IV, fig. 28, 29, 30, 32).

V. 2873 : M₁ droite (Pl. IV, fig. 31).

V. 2874 : M₁ gauche, racine antérieure brisée.

V. 2884 : Calcanéum droit (Pl. IV, fig. 37).

V. 2881 : Métacarpien V droit (Pl. IV, fig. 34).

V. 2883 : fragment de métatarsien V gauche.

Matériel rapporté à la même espèce. — Une canine incomplète, une partie postérieure de M₁ ; des vertèbres (cervicale 5, lombaire, caudale antérieure), un métacarpien V, 3 phalanges moyennes.

1. Dédié à mon excellent collègue G. Orcés, professeur de Zoologie à l'Université et à l'École Polytechnique de Quito.

GISEMENT ET AGE GÉOLOGIQUE. — Tout ce matériel provient de la région de La Carolina (gis. 34) et appartient au Pléistocène supérieur (Carolinien).

DESCRIPTION. — Ce grand Chien fossile n'a laissé que des restes assez rares dans l'ancien estuaire de La Carolina. Je n'en ai trouvé personnellement que quelques dents et quelques éléments osseux. Mais une très bonne mandibule, dont je fais le type de l'espèce, figure dans la collection F. Spillmann. C'est sans doute à cette pièce que le dernier auteur se réfère lorsqu'il cite dans la faune de La Carolina un *Palaeospeothos colomae* gen. et sp. nov. qui devient *Palaeospeotus colomae* SPILLM. dans la publication de 1948. Mais comme ce nom n'est accompagné d'aucune indication, que les Carnivores de la collection Spillmann n'ont pas été catalogués, et qu'apparemment le travail annoncé par F. Spillmann en 1941 est demeuré à l'état de projet, on doit considérer l'appellation précédente comme un *nomen nudum*.

La mandibule type (Pl. IV, fig. 26, 26 a) est parfaitement conservée. Il ne lui manque que la partie incisive, la pointe de la canine, la pointe interne du condyle, et l'angle postérieur de l'apophyse coronoïde. Elle est d'autant plus intéressante que c'est la première mandibule subcomplète du genre qui soit connue.

La pièce est remarquable par ses proportions courtes et massives, moins accentuées peut-être que chez *Speothos*, mais qui la distinguent clairement de *Canis* ou de *Dusicyon*. Le seul Caniné sud-américain qui présente un aspect quelque peu comparable est *Cerdocyon*, mais avec une allure plus grêle.

La branche horizontale est très forte. Son bord inférieur dessine une convexité très accusée au-dessous de M_2 , semblable à celle de *Speothos* et de *Cerdocyon*, mais placée moins en arrière. La partie postérieure est beaucoup plus courte que chez *Speothos*, c'est-à-dire que la distance entre le point alvéolaire postérieur et le condyle est beaucoup plus réduite. L'apophyse coronoïde est moins verticale que chez ce dernier genre; elle est cependant plus redressée que chez *P. troglodytes* [H. Winge, 1896b, pl. II, fig. 2], et elle débute nettement plus en avant, immédiatement en arrière de M_2 ; le processus angulaire est saillant vers l'arrière. La fosse massétérienne est très réduite dans son extension, mais extraordinairement profonde. Les dimensions de la pièce sont les suivantes :

Longueur, depuis le bord postéro-externe du condyle jusqu'au bord antérieur de la canine : 155.

Longueur, depuis le bord postérieur du processus angulaire jusqu'au bord antérieur de la canine : 161.

Distance entre le point alvéolaire postérieur et le milieu du bord postérieur du condyle : 47,5.

Hauteur de la branche horizontale entre P_4 et M_1 : 29.

Hauteur derrière M_1 : 35,5.

Hauteur de la branche montante sur le bord inférieur du processus angulaire : 71.

Hauteur du condyle sur le bord inférieur du processus angulaire : 40,5.

Les dents sont connues par celles de la pièce précédente et par quelques exemplaires isolés. On en trouvera les dimensions, comparées aux mesures de *P. troglodytes* effectuées par H. Winge [1896b], dans le tableau VI.

On voit que, dans l'ensemble, ces mesures indiquent pour l'espèce équatorienne un animal sensiblement de la même taille que *P. troglodytes*. Il est même remarquable que la longueur de M_1 présente, dans les deux espèces, des limites de variation pratiquement identiques.

La formule dentaire est remarquable par l'absence de M_3 , qui la distingue de celle de *P. troglodytes*. Il ne s'agit pas d'un caractère accidentel, car d'une part la base de l'apophyse coronoïde reportée vers l'avant ne laisse aucune place pour la dernière molaire; d'autre part la racine postérieure de M_2 est presque horizontale, aussi bien dans le type que dans la pièce isolée V. 2872, et cette disposition interdit également le développement d'une dent postérieure. Il faut donc considérer que *P. Orcesi* est plus spécialisé que *P. troglodytes*, ce qui est vraisemblablement corrélatif à son âge géologique probablement plus récent.

TABLEAU VI
Mesures des dents de *Protocyon*.

	<i>Protocyon Orcesi</i>						<i>P. troglodytes</i> d'ap. WINGE
	V. 2871 type	V. 2872	V. 2878	V. 2873	V. 2874	V. 2877	
Longueur de la série C ₁ -M ₂ sur alvéoles.....	105						
Longueur des prémolaires (Couronnes).....	49						
Longueur des molaires (Cou- ronnes).....	38,7						
C ₁ : diamètre ant.-post. à la base de la couronne.....	14,5						
diamètre transversal à la base de la couronne.....	9						
P ₁ : longueur.....	6,6	6,6					
largeur.....	4,7	4,6					
P ₂ : longueur.....	11,8	12,2	11,7				
largeur.....	6,0	5,7	5,7				
P ₃ : longueur.....	14	14,5					
largeur.....	6,5	6,5					
P ₄ : longueur.....	16	15,4					
largeur.....	7,4	7					
M ₁ : longueur.....	30			26,7	25,5		25,75 à 30 (6 ex.)
largeur.....	11,4			10	10,1		
M ₂ : longueur.....	9,6	9,7					9,5 à 11,5 (3 ex.)
largeur.....	7,4	7,3					
M ¹ : longueur sur le bord ex- terne.....						13,8	14,5 à 16,66 (2 ex.)
largeur ppd. au bord externe.....						15,7	
plus grand diamètre oblique.....						19,2	20 à 21,75 (2 ex.)

Les dents sont serrées, apparemment plus que chez *P. troglodytes*, et l'on observe même des chevauchements, principalement entre P₂ et P₃ et entre P₄ et M₁.

P₁ est une dent simple, à une seule racine.

P₂ est biradiculée ; sa couronne est allongée mais avec une seule cuspide ; elle a une position franchement oblique et débordé en arrière sur le côté de P₃.

P₃ est un peu plus forte. Derrière la pointe principale on observe, chez le type, une petite cuspide accessoire ; mais celle-ci est complètement effacée dans la dent homologue V. 2872.

P₄ présente une pointe principale élevée, une pointe secondaire plus basse et l'ébauche à peine indiquée d'une 3^e cuspide sur son bord postérieur.

M₁ est typiquement une carnassière de Simocyoniné. Les deux pointes principales sont élevées et tranchantes. Le tubercule moyen interne (métaconide), qui flanque normalement le protoconide chez les Chiens, est complètement absent chez le type et chez la dent V. 2874 ; on en observe encore une légère ébauche dans la pièce V. 2873. Le talon est également simplifié ; il comporte un seul tubercule, l'hypoconide, aligné sur les pointes antérieures ; son bord interne forme un petit cingulum mais ne conserve aucune trace de l'entoconide connu chez les Caninés.

M₂ paraît un peu plus faible, et surtout plus étroite, que chez *P. troglodytes*. Sa racine postérieure est très couchée vers l'arrière. La couronne présente, par rapport aux Caninés, les mêmes simplifications que *P. troglodytes*.

M₃ est absente.

La dentition supérieure n'est représentée que par une M¹ gauche (Pl. IV, fig. 27), un peu plus petite que les deux exemplaires de *P. troglodytes* observés par H. Winge. De plus, comparée à celle de l'espèce brésilienne, la dent montre un lobe interne beaucoup plus déjeté vers l'arrière, de sorte que l'angle formé par les bords

externe et postérieur est obtus. Mais la morphologie des cuspides est absolument comparable dans les deux espèces. Il ne subsiste que trois pointes (paracône, métacône, protocône) qui délimitent une surface centrale concave. Par ailleurs le cingulum interne est relativement peu développé.

Je rapporte à la même espèce, à cause de leur taille, des *vertèbres* de Canidés du même gisement. On y reconnaît une 5^e cervicale dont la largeur sur les prézygapophyses atteint 38 mm et la longueur totale, 42 mm ; une vertèbre lombaire mesure 32 mm de longueur du centrum.

Deux *métacarpiens* V atteignent 68,2 et 64,5 de longueur (Pl. IV, fig. 33). Ils présentent un aspect court et massif, ce qui indique que, comme l'espèce brésilienne, *P. Orcesi* avait des pattes courtes et puissantes.

Un *calcanéum* bien conservé (Pl. IV, fig. 37) est très semblable à celui de *P. troglodytes*, à la fois par sa morphologie et par sa taille ; il mesure en effet 54 mm de long contre 55-57,5 chez l'espèce brésilienne étudiée par H. Winge.

Il y a peu à dire d'un fragment de *métatarsien* V et de quelques *phalanges* qui, par leur taille, se rapportent également à cette espèce.

En résumé, *P. Orcesi* avait la même taille et les mêmes proportions que *P. troglodytes*. Il s'en distingue par la mandibule plus spécialisée, raccourcie en arrière et privée de la dernière molaire. La différence d'habitat est également à considérer puisque l'espèce équatorienne vivait à l'W des Andes. Mais, comme l'espèce du Brésil, c'était une forme de climat tropical, que l'on ne rencontre pas dans le couloir interandin.

FELIDAE FELINAE

L'Équateur héberge aujourd'hui une faune de Félins très variée. On y rencontre, en effet, tous les genres et sous-genres représentés en Amérique du Sud, c'est-à-dire *Panthera* (s.-g. *Jaguarius*) et *Felis* (s.-g. *Puma*, *Leopardus*, *Noctifelis*, *Herpailurus* et *Dendrailurus*).

Je ne parlerai pas ici des petites formes, connues localement sous les noms de *Tigrillo*, *Gato Tigre*, *Gato de Pajonal*, *Yaguarundi*. Il n'en existe en effet aucun reste dans les récoltes effectuées jusqu'à présent dans le Pléistocène du pays. Je considérerai donc seulement les grands Félins, Jaguars et Pumas, qui figurent à la fois dans la faune actuelle et parmi les animaux quaternaires, les deux ensembles étant d'ailleurs nettement distincts.

La séparation des genres *Felis* et *Panthera* est basée essentiellement sur la structure de l'appareil hyoïde. Chez les vrais *Felis*, l'os hyoïde s'articule au moyen de courts épihyals : ce sont des chats qui ronronnent. Au contraire, chez *Panthera*, il est simplement suspendu au crâne par deux ligaments élastiques. Cette dernière disposition se retrouve chez les Panthères ou Léopards (s.-g. *Panthera*) du Vieux Monde, chez le Tigre (s.-g. *Tigris*) et l'Once (s.-g. *Uncia*) asiatiques, chez le Lion (s.-g. *Leo*) africain, et chez le Jaguar (s.-g. *Jaguarius*) américain. Certains auteurs, comme R. I. Pocock [1917], lui reconnaissent une importance suffisante pour justifier la création d'une sous-famille spéciale, les *Pantherinae*. A Cabrera et J. Yepes [1940], dans leur bel ouvrage sur les Mammifères sud-américains, suivent encore cette classification. Mais la tendance moderne est de ramener cette subdivision à la valeur d'un grand genre, *Panthera* OKEN 1816, qui reste inclus dans les *Felinae* : c'est la conception adoptée par exemple par G. G. Simpson [1945] dans sa classification des Mammifères.

Il est évident que le caractère en question est pratiquement inutilisable en Paléontologie, où la conservation de l'hyoïde est rarissime. Et ceci explique une certaine résistance, de la part des paléontologistes, à accepter la séparation générique précédente ; de sorte que souvent les grands Félins pléistocènes sont encore classés sous le nom de *Felis*. Heureusement certains carac-

tères corrélatifs plus évidents permettent, au moins parmi les fossiles sud-américains, de séparer les genres *Felis* et *Panthera* ou plus précisément les sous-genres *Puma* et *Jaguaris*. Il semble, en effet, selon l'opinion de G. G. Simpson [1941], qui paraît avoir été pressentie par A. Cabrera [1933], que tous les grands Félines du Pléistocène américain, aussi bien au N qu'au S, se répartissent dans ces deux sous-genres actuels.

Pour pouvoir séparer les deux séries dans le matériel fossile, il est donc essentiel de préciser les différences squelettiques et dentaires qui distinguent les deux représentants actuels. Le squelette céphalique a déjà fait l'objet de diverses descriptions comparées : R. Parodi [1930], J. C. Merriam et Ch. Stock [1932, p. 205-7], R. Hoffstetter [1949 c]. Je n'y reviendrai pas, d'autant que la plupart des caractéristiques relevées dans ces publications seront rappelées à propos de la description des pièces fossiles équatoriennes. Par contre, la distinction des os du tronc et des membres est plus délicate : je ne dispose ici d'aucune pièce de comparaison et je ne connais pas d'étude ostéologique détaillée.

Il en résulte que je ne pourrai faire état d'un certain nombre de pièces fossiles, rencontrées dans le Puninien des Andes équatoriennes, en particulier à Punín (gis. 30) et à Calhua (gis. 25) : il s'agit de quelques éléments des membres, souvent fragmentaires, qui appartiennent certainement à de grands Félines, mais qu'il m'est impossible d'attribuer à l'un ou l'autre genre.

Je ne considérerai donc que les restes de crânes, de mandibules, ou de dentition. Ils suffisent d'ailleurs pour établir, dans la faune fossile étudiée, l'existence d'un *Puma* et d'un *Jaguar*, l'un et l'autre beaucoup plus forts que ceux qui habitent aujourd'hui le territoire de l'Équateur.

Genre *Felis* LINNÉ 1758.

Sous-genre *Puma* JARDINE 1834.

= *Puma* JARDINE 1834 (The Naturalist's Library. Mammalia, vol. II, p. 266).
= *Pristinofelis* SPILLMANN [1931, p. 53].

On groupe actuellement toutes les formes modernes de ce sous-genre en une seule espèce *F. (P.) concolor* L. 1771 : le *Puma*, ou « Lion américain ». C'est l'une des espèces du Nouveau Monde dont l'aire d'extension est la plus vaste, aussi bien en latitude qu'en altitude. On le trouve encore vivant depuis le S du Canada jusqu'à la Patagonie et il s'étend d'E en W sur tout le continent. En Équateur, il se rencontre depuis les zones basses et chaudes, à la fois sur les versants pacifique et amazonien, jusqu'aux páramos andins, parfois au-dessus de 4.000 m d'altitude.

Cette grande espèce a été très subdivisée. Une revision du groupe a été faite par C. H. Merriam [1901], puis par E. W. Nelson et E. A. Goldman [1929]. Plus récemment, E. A. Goldman [1946] en a donné une description subsppécifique détaillée. Cet auteur y admet l'existence de 30 sous-espèces, dont 15 sud-américaines et 15 pour l'Amérique centrale et celle du Nord. La forme type *F. (P.) concolor concolor* habite la région des Guyanes.

On note que les races tropicales sont relativement petites (c'est le cas pour les formes équatoriennes), tandis que les plus grandes tailles sont atteintes au S et plus encore au N : c'est le cas en particulier de *F. c. Pearsoni* de la Patagonie argentine, et de *F. c. hippolestes*, *olympus*, *mis-soulensis*, *oregonensis*, du SW du Canada et du NW des États-Unis.

Par ailleurs, E. A. Goldman signale un certain nombre de caractères qui, dans la série des sous-espèces réparties du N au S, présentent une gradation progressive. Dans les races nordiques, l'arc zygomatique forme en avant un épaulement marqué, lequel devient plus effacé dans les formes du S. Le jugal, qui s'étend peu vers l'arrière dans les types du N, atteint la hauteur de la

cavité glénoïde chez les sous-espèces sud-américaines. La fossette fronto-nasale est particulièrement profonde chez *F. c. vancouverensis* et les races du continent voisin ; il n'en subsiste qu'une trace chez *Pearsoni*, de l'extrême S.

En ce qui concerne les Pumas actuels de l'Équateur, le même auteur y reconnaît deux sous-espèces. *F. c. incarum* NELSON et GOLDMAN, du Pérou, atteint la partie S des Andes équatoriennes. Le Centre et le Nord du pays seraient, au contraire, habités par une sous-espèce particulière : *F. c. Soederstroemi* LÖNNBERG, 1913. En fait, d'après G. Orcés, cette dernière est très douteuse. Elle est basée sur un individu mélanique tout à fait exceptionnel dans la région. Les autres caractères de la description originale ne paraissent pas constants dans une même zone. Par exemple la longueur inion-prosthion varie de 168 à 195 sur 8 crânes de mâles observés dans les collections de l'EPN. La crête sagittale est entièrement développée chez les plus grands individus ; au contraire, chez 4 petits mâles qui accusent 168 à 175 de longueur cranienne, elle n'est marquée que dans la partie postérieure et s'ouvre en avant en une figure lyrique étroite qui rappelle l'ornementation habituelle des femelles de Pumas. Les nasaux pincés (« pinched in nasals » de Lönnberg) s'observent aussi chez les pièces de petite taille, non chez les plus grandes. On observe même des variations au sujet des caractères soulignés par E. A. Goldman pour distinguer les Pumas nord et sud-américains. La fossette fronto-nasale est généralement peu accusée, mais elle est assez marquée chez certains exemplaires. Le jugal atteint généralement le bord antérieur de la cavité glénoïde, mais chez un petit mâle du Pichincha, il reste nettement en deçà.

Il semble également illusoire d'essayer de séparer des sous-espèces parmi les formes qui se rencontrent dans le couloir interandin et dans les zones tropicales adjacentes. En effet, les variations ne semblent pas liées à une aire déterminée. C'est ainsi que je connais, provenant de Mindo, non loin de Nono (zone subtropicale occidentale, qui constitue la localité type de *Soederstroemi*), un des plus grands crânes, avec une crête sagittale complète et des nasaux non pincés latéralement. On trouve aussi les deux extrêmes dans la vallée du Pastaza, à l'E des Andes. Il semble donc difficile d'admettre la coexistence de deux sous-espèces dont les aires de répartition se superposeraient.

En résumé, il semble que la forme équatorienne est assez variable et que les caractéristiques données pour *Soederstroemi* n'en constituent pas une définition acceptable. Une étude détaillée sera nécessaire pour la distinguer de *F. c. Bangsi* MERRIAM (du N de la Colombie), dont elle a la taille. Il faudra aussi la comparer avec les deux autres sous-espèces géographiquement voisines : *F. c. incarum* NELSON et GOLDMAN des Andes péruviennes et *F. c. borbensis* NELSON et GOLDMAN du bassin amazonien. Quoi qu'il en soit, les Pumas actuels de l'Équateur sont de taille réduite, comme il est de règle pour les formes intertropicales, et les crânes connus ne dépassent pas 195 mm de longueur inion-prosthion.

Nous verrons qu'au contraire un Puma fossile du Puninien atteignait des dimensions beaucoup plus élevées, qui le rendent comparable aux grands Pumas actuels de la Patagonie ou du NW du continent boréal. Il a reçu le nom de *Pristinofelis Chimborazi* SPILLMANN 1931. Mais il n'est pas séparable spécifiquement, du moins sur la base des pièces connues, de la forme pléistocène d'Argentine et de Bolivie décrite sous le nom de *Felis platensis* AMEGHINO 1889. La désignation de ce dernier fossile pose un problème délicat. Morphologiquement, il concorde assez bien avec l'ensemble des races actuelles de Pumas et pourrait donc être désigné comme *Felis concolor platensis*. Mais on serait alors conduit à admettre que cette sous-espèce a vécu sur une étendue très vaste, depuis la pampa argentine jusqu'en Bolivie et en Équateur et durant un temps considérable, depuis le Quaternaire ancien de Tarija jusqu'à la fin du Pléistocène. C'est là une conception fort discutable, surtout si l'on tient compte de la diversification actuelle de l'espèce. Il est donc

plus prudent de placer, au moins provisoirement, ces divers restes pléistocènes dans une grande espèce éteinte, qui doit recevoir le nom de *Felis (Puma) platensis* AMEGHINO. L'avenir dira s'il y a lieu de modifier cette désignation. Remarquons d'ailleurs qu'une solution comparable a été adoptée au sujet des Pumas fossiles nord-américains ; ils sont également étroitement alliés à l'espèce actuelle et cependant, dans la dernière revision qui en ait été faite, G. G. Simpson [1941] juge plus prudent de maintenir au moins deux espèces pléistocènes : *F. (P.) inexpectata* (COPE) pour les formes de l'E et *F. (P.) Daggetti* MERRIAM pour celles de l'W.

Felis (Puma) platensis AMEGHINO 1889.

Fig.-texte 35, 36 et Pl. V, fig. 5, 6, 6 a.

= *Felis platensis* AMEGHINO [1889, 1902b].

= *Pristinofelis chimborazi* SPILLMANN [1931, p. 53-63, pl. 13*].

HISTORIQUE. — *Felis platensis* a été créé par F. Ameghino [1889, p. 329]. Le type provient du Pampéen supérieur (Lujanien) du Río de la Matanza (prov. de Buenos-Aires). Il s'agit d'une carnassière supérieure gauche (P^4) de 28 mm de long, semblable morphologiquement à celle d'un Puma, et de la petite molaire suivante (M^1). La première pièce a été figurée dans la description originale.

F. Ameghino [1902b, p. 237] signale une autre pièce, qui provient du Pampéen supérieur de Dolores (prov. de Buenos-Aires). Il s'agit d'une branche mandibulaire presque complète et de portions du crâne d'un même individu : fragment du maxillaire supérieur droit avec P^3 et P^4 , autre fragment avec la canine, fragment de l'arc zygomatique droit avec une partie de la cavité glénoïde. Selon l'auteur argentin la carnassière supérieure de cette nouvelle pièce est identique au type. La publication comporte les figures de la P^3 [pl. III, fig. 12 a-b], de la P^4 [pl. II, fig. 9 a, b, c], de la canine supérieure [pl. III, fig. 11] et de la mandibule [pl. III, fig. 10]. Dans le même travail, F. Ameghino décrit et figure [pl. II, fig. 8] une branche mandibulaire droite incomplète qui montre la base de la canine ainsi que les prémolaires et molaires conservées mais très usées. Cet échantillon concorde bien avec le précédent mais il provient du Pléistocène ancien (Ensenadien ?) de Tarija (Bolivie).

M. Boule [1920, p. 234-235] mentionne, dans le matériel récolté à Tarija par G. de Créqui-Montfort, « une portion de crâne de cette espèce portant encore une carnassière exactement de même taille et de même forme que la carnassière supérieure figurée par Ameghino » (c'est-à-dire le type de l'espèce).

En 1941, R. Méndez-Alzola donne les dimensions du « type » de *F. platensis* [tableaux IX, XVI, XVII, XVIII], mais il s'agit en fait de la pièce de Dolores (n° 852 du Musée Rivadavia de Buenos-Aires), c'est-à-dire d'un paratype de l'espèce. Dans le même travail [tableau XVII] figurent également les dimensions d'une série dentaire inférieure de *F. platensis* (n° 1456 du Musée Rivadavia) récoltée à Tarija.

En 1949, j'ai pu observer à la Paz, dans la collection Echazú provenant également de Tarija, une branche mandibulaire gauche presque complète, qui concorde parfaitement avec les pièces antérieurement décrites.

Tout concorde donc pour prouver l'existence d'un Puma puissant, appartenant apparemment à une espèce unique, et qui aurait vécu en Bolivie au Pléistocène assez ancien et dans la pampa argentine au Pléistocène supérieur.

Les restes de Pumas sont rares dans les gisements pléistocènes de l'Équateur. La meilleure pièce a été trouvée en décembre 1930, dans la quebrada de Chalán, par F. Spillmann, en compagnie de J. Blick et Ch. Falkenbach. Il s'agit de la tête osseuse d'un grand Félin en excellent état de conservation, et qui figure aujourd'hui dans les collections de l'École Polytechnique de Quito sous le n° V. 1440. Le premier auteur l'a décrite et figurée [F. Spillmann, 1931, p. 53-63 et pl. 13*], en lui attribuant le nom de *Pristinofelis chimborazi* gen. et sp. nov.

F. Spillmann fonde un peu témérairement ce genre nouveau qu'il considère comme un intermédiaire morphologique et même phylogénique entre le Jaguar et le Puma. Il admet que son fossile est un descendant d'une hypothétique forme pliocène de forêt semblable au Jaguar ; selon lui ce descendant se serait adapté aux zones de taillis (*Buschsteppe*) du haut plateau équatorien et aurait pu donner le *Felis concolor*. Une première anomalie apparaît dans cette conception.

En effet, F. Spillmann place les deux groupes actuels, Jaguars et Pumas, dans le même genre *Felis* et cependant il crée un genre distinct pour une forme qu'il considère comme intermédiaire (*Zwischenform*) ! C'est là une nomenclature insoutenable mais qui, si l'on admet la position générique distincte des Jaguars et des Pumas actuels, pourrait devenir légitime, à condition que les bases en soient correctes. Or, il est *a priori* invraisemblable que les gisements sud-américains puissent fournir une forme de transition entre *Panthera* et *Felis*, car ces deux rameaux étaient depuis longtemps individualisés dans l'hémisphère Nord, lorsqu'ils ont pu pénétrer en zone néotropicale. Par ailleurs, il est impossible que le Puma ait un Jaguar comme ancêtre direct.

En fait, l'étude du crâne et de la dentition de « *Pristinofelis* » montre qu'il appartient sans aucun doute au sous-genre *Puma* comme je l'ai déjà dit [1949 c]. Par ailleurs, sa mandibule et ses dents inférieures sont pratiquement identiques à celles de *F. platensis* de Tarija et de la pampa argen-

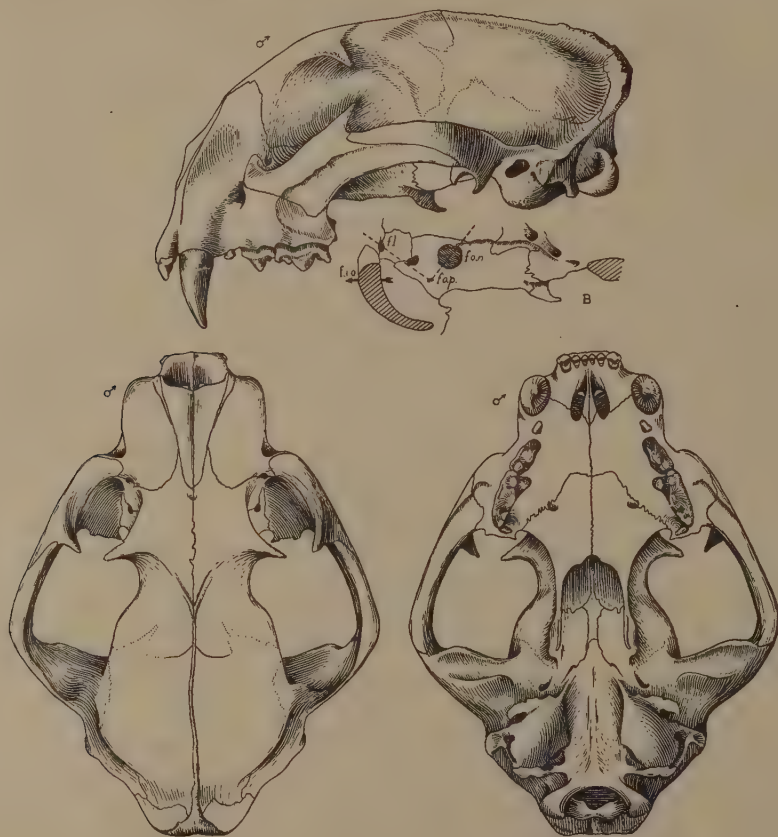


FIG. 33. — *Felis concolor* L. subsp. indet. ♂ actual. EPN, E. 524.
Crâne, faces latérale, dorsale et occlusale. (B : détail de l'orbite). $\times 2/5$. Río Pastazá (Équateur oriental).

tine. De sorte qu'il n'y a aucune raison pour séparer le fossile équatorien de l'espèce d'Ameghino. Tout au plus représenté-t-il une sous-espèce. On peut donc considérer l'exemplaire de Chalán comme la pièce la plus complète et en même temps la plus nordique de *F. (P.) platensis*. Bien entendu il sera intéressant de reprendre plus tard la comparaison quand le Pampéen supérieur d'Argentine aura fourni des topotypes susceptibles de nous informer plus complètement sur des exemplaires de la localité type.

DESCRIPTION. — Le fossile de Chalán (fig. 35, 36 et Pl. V, fig. 5) est pratiquement intact ; encore était-il probablement un peu plus complet initialement, car F. Spillmann y a noté au moins un détail qui n'est plus observable. Dans l'état actuel de la pièce, une petite partie du palais est brisée ; il en est de même des extrémités des apophyses zygomatiques des squamosaux ; les parois des caisses tympaniques sont un peu endommagées ; la carnassière supérieure gauche, les arrièremolaires supérieures et 5 incisives inférieures manquent ; une partie de P_3 gauche est brisée. On note aussi que la carnassière inférieure droite présente une usure anormale, qui a amputé presque tout le lobe antérieur. Pour ces raisons, dans les dessins, certains détails ont été complétés en utilisant le côté le mieux conservé.

Ce crâne correspond à un animal puissant. Il s'agit certainement d'un mâle, comme le montre le développement important de la crête sagittale. On y note aussi, sur le côté droit du museau, les traces d'une blessure, conséquence probable d'un des combats que se livrent les mâles entre eux : de telles cicatrices ont été observées chez les Jaguars par G. G. Simpson [1941, p. 5], précisément au même endroit, et considérées par lui comme une bonne indication sexuelle. L'animal était déjà âgé, avec ses sutures crâniennes en grande partie oblitérées et ses dents notablement usées.

Les dimensions de la pièce sont les suivantes :

CRANE. — Longueur maxima prosthion-inion : 228. — Longueur condylobasale, des bords postérieurs des condyles au prosthion : 208. — Longueur basion-prosthion : 192. — Longueur, du prosthion au bord supérieur de l'ouverture nasale antérieure : 53. — Longueur prosthion-nasion : 105. — Longueur nasion-bregma : 76. — Longueur bregma-inion : 86. — Hauteur basion-inion : 69. — Hauteur palatino-frontale : 78. — Largeur maxima bizygomatique : 163. — Largeur sur les bords externes des canines : 63,4. — Largeur sur les parois internes des forams infraorbitaires : 62. — Largeur interorbitaire : 48,8. — Largeur entre les pointes des processus postorbitaires : 87. — Largeur minima de la constriction postorbitaire : 45. — Largeur bicondylaire externe : 47. — Largeur du foramen occipital : 24,3. — Hauteur du foramen occipital : 17,3. — Largeur bi-paroccipitale : 76,5. — Largeur bi-mastoïde : 93. — Largeur interne de la fosse mésoptrygoïde : 28. — Largeur sur les bords externes de la fosse mésoptrygoïde : 34. — Largeur entre les pointes des maxillaires derrière les carnassières : 95. — Largeur sur les bords postéro-externes des carnassières : 89. — Distance du basion au bord postérieur de M^1 : 120. — Distance du prosthion à la pointe postérieure de la carnassière : 84. — Largeur maxima des nasaux : 37. — Largeur des nasaux entre les processus antérieurs des frontaux : 24. — Diamètre maximum de l'orbite (oblique) : 49.

MANDIBULE. — Longueur, de l'angle externe du condyle au point alvéolaire antérieur : 159. — Longueur, du gonion au point alvéolaire antérieur : 156. — Hauteur de l'apophyse coronoïde sur le bord inférieur du processus angulaire : 80,5. — Hauteur du condyle sur le bord inférieur du processus angulaire : 34,4. — Hauteur derrière M_1 : 31. — Hauteur devant P_3 : 30. — Longueur de la symphyse : 44. — Largeur de la mandibule sur les apophyses coronoïdes : 105. — Largeur sur la région symphysaire : 36.

COMPARAISON AVEC PUMAS ET JAGUARS. — La morphologie de cette pièce est typiquement celle d'un Puma, et non d'un Jaguar, comme il apparaît dans les caractères suivants (comparer les fig. 35-36 avec 33-34 et 37-38) :

Conformation générale. Vu de profil le crâne présente un contour supérieur régulièrement convexe. Cela est dû au fait que d'une part les nasaux ne se relèvent pas en une saillie accusée, comme cela a lieu chez le Jaguar ;

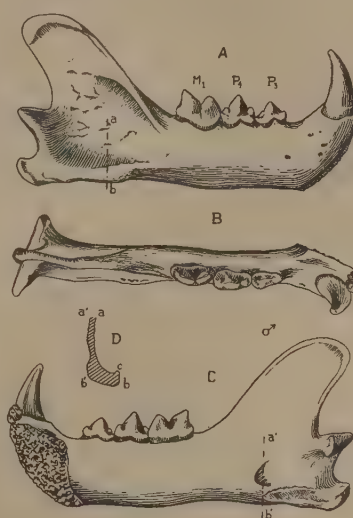


FIG. 34. — *Felis concolor* L. subsp. indet. ♂ actuel. EPN, E. 524. Mandibule droite.

A : face externe ; B : face occlusale ; C : face interne ; D : coupe suivant a b. $\times 2/5$. Río Pastaza (Équateur oriental).

d'autre part la crête sagittale ne présente pas une concavité dans sa partie pariétale. Le museau est court; corrélativement le palais est large et court et la symphyse mandibulaire est abruptement relevée. Les arcs zygomatiques s'insèrent très en avant, et, dans cette partie antérieure, ils débentent par une saillie plus brusque que chez le Jaguar, ce qui accentue encore l'aspect court du museau. La boîte crânienne est bien renflée et débord latéralement la dépression placée au-dessus du méat acoustique; elle est plus développée que chez le Jaguar dans le domaine des frontaux, de sorte que la constriction postorbitaire qui la prolonge vers l'avant

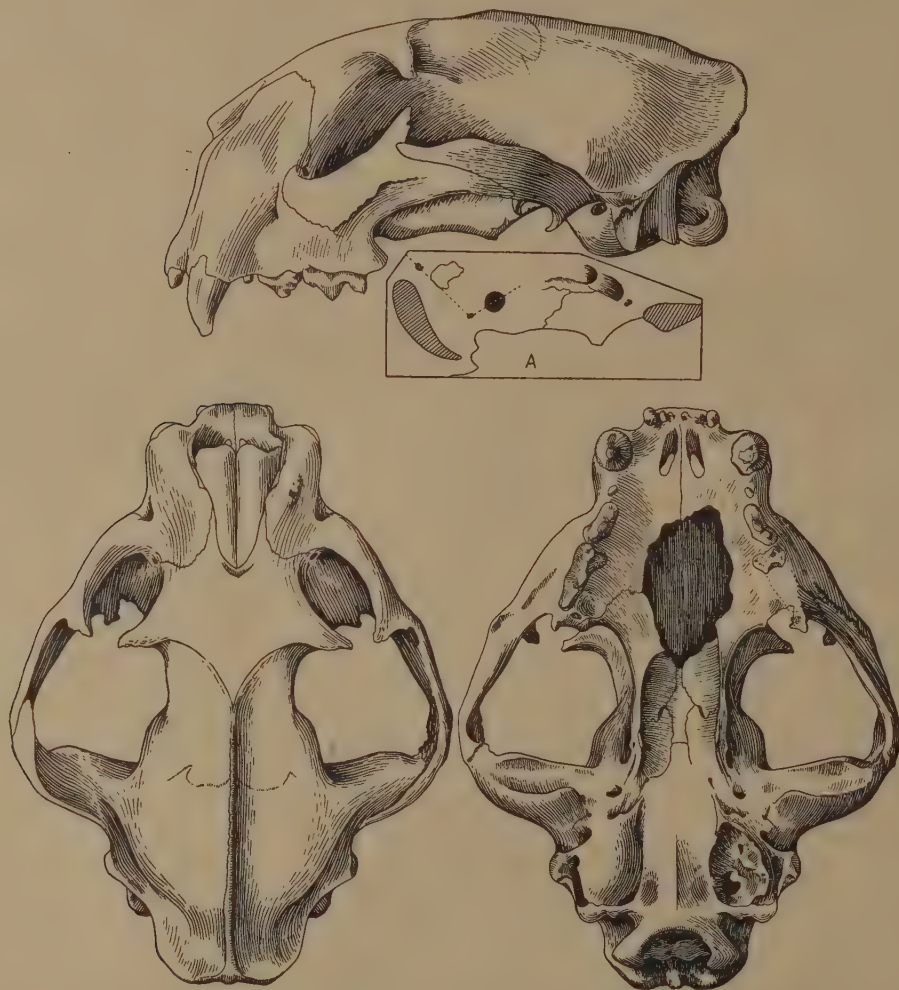


FIG. 35. — *Felis (Puma) platensis* AMEGH. Type de *Pristinofelis Chimborazi* SPILLM. EPN, V. 1440. Crâne, faces latérale, dorsale, occlusale. (A : détail de l'orbite). $\times 2/5$. Chalán, Punin (Chimborazo), coll. Spillmann.

est médiocrement allongée (elle l'est cependant plus que chez la majorité des Pumas, mais elle reste comparable à celle de *F. c. hipolestes* par exemple).

Le museau. En vue dorsale, les prémaxillaires forment un bord antérieur légèrement convexe, et non concave comme chez le Jaguar. Les nasaux sont fortement étreints en arrière; leurs processus antéro-latéraux s'allongent en pointes qui restent appliquées sur les prémaxillaires. La partie ascendante du maxillaire est relativement large.

La région frontale. Les frontaux sont larges et aplatis dans leur partie supraorbitaire; leurs processus postorbitaires sont longuement développés. La constriction postorbitaire, bien qu'ici relativement longue, reste dans les limites observées chez les Pumas, et n'atteint pas l'élongation caractéristique des Jaguars.

L'arc zygomatique. L'arc zygomatique s'insère très en avant. L'os jugal se prolonge jusqu'au bord externe

du foramen infraorbitaire antérieur. La suture maxillo-jugale est presque verticale à cet endroit puis se dirige franchement vers l'arrière. Si l'on prend comme repère la dentition supérieure, on constate que la verticale qui passe par le bord antérieur du jugal tombe dans le domaine de P^3 . La partie du processus zygomatique du squamosal, visible latéralement, s'étend longuement vers l'avant le long du jugal et vient s'encaster à la base du processus frontal de ce dernier élément. La crête qui limite l'insertion du masséter sur l'arc zygomatique occupe, comparée à celle du Jaguar, une position plus élevée et une extension plus grande; en arrière elle longe la suture squamoso-jugale; en avant elle dessine une large insertion musculaire sur le maxillaire.

La région orbitaire. L'orbite est limitée en avant par le frontal, le maxillaire et le jugal; le lacrymal étant rejeté dans la cavité orbitaire. Le foramen lacrymal est placé en dedans de l'orbite. Il existe un léger tubercule lacrymal à droite, mais il est peu développé et il est situé à la limite entre frontal et maxillaire et non sur l'os lacrymal. La partie orbitaire du palatin est peu développée en hauteur. Le foramen orbito-nasal est très ample; il occupe une position relativement postérieure et basse. L'angle formé par les 3 foramens: lacrymal, orbito-palatin et orbito-nasal, est obtus. La légère crête qui va du foramen orbito-nasal au bord inférieur du foramen optique est presque horizontale.

La région pariéto-occipitale. Il existe une crête sagittale très développée, mais elle n'a pas le profil concave observé chez le Jaguar. La protubérance occipitale (inion) est fortement accusée, en relation avec la forte taille, mais elle est moins aiguë que chez le Jaguar et n'est pas relevée comme chez celui-ci. Les crêtes lambdoïdes, bien développées, sont échancrées latéralement, mais elles restent plus larges que chez le Jaguar au niveau du contact entre squamosal et pariétal. Il n'est pas possible, par suite des fusions osseuses, d'observer si le pariétal est exclu de la crête lambdoïde par le contact postérieur du squamoso-mastoïde avec le supra-occipital. Chaque pariétal, dans sa partie antérieure, forme une pointe (« bregmatic process » de E. A. Goldman) qui s'encastre dans le frontal en direction antéro-interne; ce caractère, que j'ai signalé indépendamment [1949 c, n° 25 des caractères distinctifs entre Pumas et Jaguars], est placé par E. A. Goldman [1946] dans la diagnose du sous-genre *Puma*; chez le fossile il demeure apparent malgré l'état avancé d'oblitération de la suture coronaire. Les condyles occipitaux sont écartés et le foramen occipital est relativement ample.

Le palais. Le palais est large et court. La distance entre les bords postéro-externes des deux carnassières supérieures (89 mm), est un peu supérieure à celle qui va du prosthion à l'angle postérieur de la carnassière (84 mm). Le foramen palatin est placé sur la suture maxillo-palatine et regarde vers l'avant. En ce qui concerne l'aboutissement postérieur de la suture palatine, le fossile présente un caractère qui le différencie du *Puma* et sur lequel nous reviendrons: cette suture passe entre la dernière molaire et le processus ptérygoïdien, celui-ci se trouvant dans le domaine du palatin et non du maxillaire.

La région des choanes. Chez le *Puma*, la partie médiane du bord palatin postérieur est le plus souvent régulièrement arrondie; quand il existe une échancrure au milieu, elle est très peu profonde. Cette partie est actuellement brisée chez le fossile; mais elle semble avoir été plus complète quand elle a été observée par F. Spillmann qui s'exprime ainsi à ce sujet: « Der Choaneausschnitt wird seitlich von den fast parallel laufenden senkrechten Teilen des Palatinums begrenzt und ist an seinem nasalen Rande rund ausgeschnitten, ähnlich wie beim *Puma*, während derselbe bei *Felis onca* in einem stumpfen Winkel in die Seitenteile des Gaumenbeines übergeht. » [1931, p. 57]. La fosse mésoptérygoïde, bordée par les palatins et les ptérygoïdes, est très large. Le présphénoïde est étroit.

La région otomastoïde. Le processus postglenoïde est peu bombé sur son flanc postérieur, et la dépression qui le sépare du processus mastoïde est très large. Le processus mastoïde et le processus paroccipital sont réunis par une lamelle osseuse presque jusqu'à leur extrémité; ils sont donc moins individualisés que chez le *Puma* lui-même, et diffèrent de ceux du Jaguar qui sont bien séparés. Le processus mastoïde est moins sail-



FIG. 36. — *Felis (Puma) platensis* AMEGH. Type de *Pristinofelis Chimborazi* SPILLM. EPN, V. 1440. Faces interne, occlusale, externe. (A: Coupe suivant a b). $\times 2/5$. Chalán, Punin (Chimborazo), coll. Spillmann.

lant latéralement que chez le Jaguar. L'extrémité inférieure du processus paroccipital est moins rejetée vers l'arrière; en vue dorsale, ce processus est entièrement masqué par la crête lambdoïde. La bulle tympanique est plus allongée en direction antéro-interne-postéro-externe. Le processus entotympanique (antéro-interne) est comprimé transversalement et forme une muraille interne le long du canal du nerf de Vidian. Le processus ectotympanique (antéro-externe) n'est pas développé vers l'avant. Par contre, l'os tympanique forme latéra-

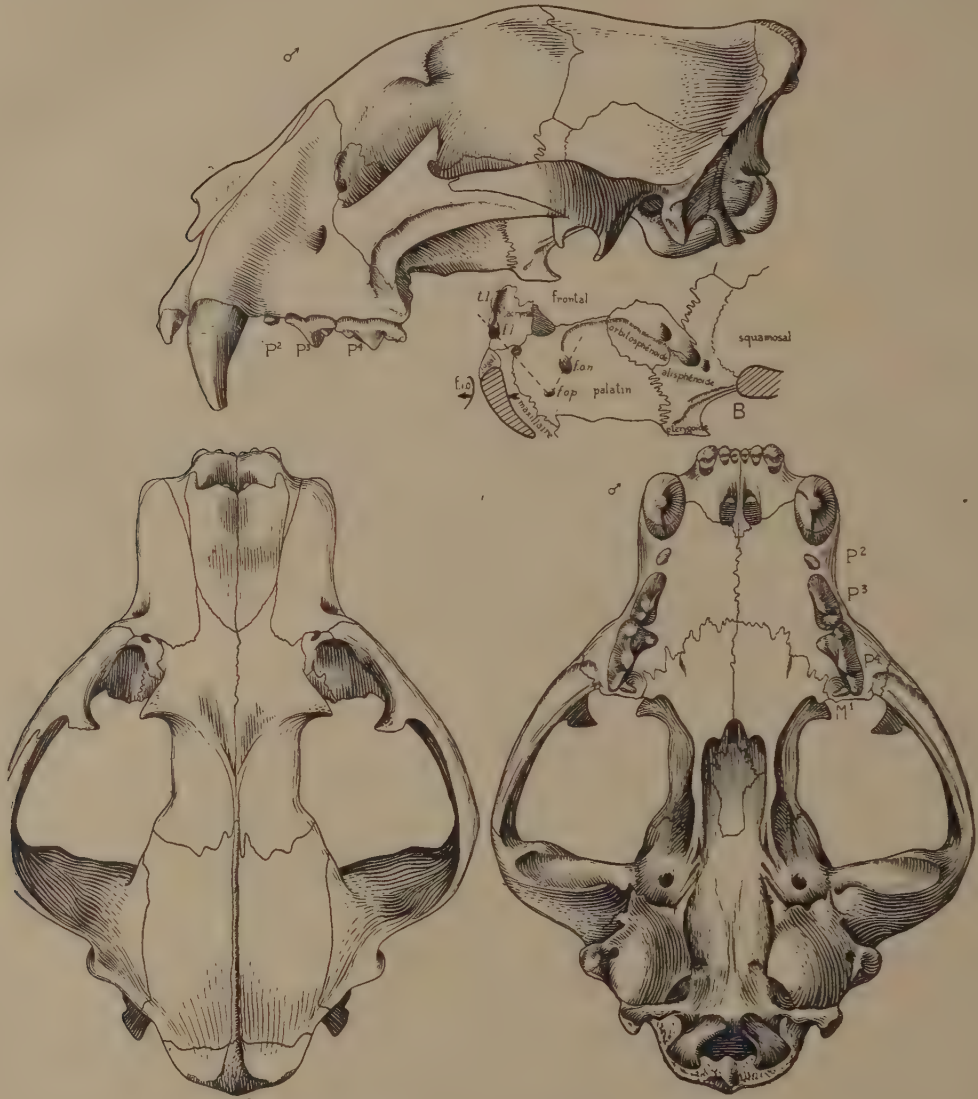


FIG. 37. — *Panthera (Jaguaris) onca peruviana* (BLAINV.). ♂ actuel. INM, 25.
Crâne, faces latérale, dorsale, occlusale (B : détail de l'orbite). $\times 2/5$. San José de Sumaco (Haut Napo).

lement un fort relief qui borde en avant le méat acoustique; de ce fait celui-ci est moins amplement ouvert. Le foramen lacerum posterius est particulièrement étroit, de sorte qu'on aperçoit difficilement, en vue ventrale, le foramen condyloïde qui y débouche.

La mandibule. En relation avec le crâne court et large, la mandibule est courte et très ouverte en arrière; sa symphyse est peu fuyante. La fosse massétérienne à un fond rugueux. Elle est bordée en avant, le long du bord antérieur du processus coronoïde, par un bourrelet puissant, souligné par une forte excavation de la fosse.

En arrière, à partir de l'extrémité externe du condyle, un simple bombement arrondi descend vers l'avant et laisse visible tout le fond de la fosse massétérienne en vue latérale. Cette même fosse est bordée inférieurement par une crête horizontale; au delà, la surface de l'os tombe verticalement et se limite en bas par un renflement rugueux qui se prolonge jusqu'au processus angulaire. On n'observe donc pas ici la double crête du Jaguar; il en résulte, que, en vue inférieure, la branche mandibulaire ne montre pas d'élargissement marqué dans la région préangulaire. Le processus angulaire est bien développé vers l'arrière, mais peu en hauteur. Son angle postéro-supérieur est largement séparé du condyle; dans cet intervalle, il n'existe qu'une crête qui va depuis cet angle jusqu'à la pointe externe du condyle; de sorte que l'espace sous-condylien est largement ouvert sur la face interne. L'insertion pour le muscle ptérygoïdien interne est très allongée et fortement rugueuse.

Dentition supérieure. La 3^e prémolaire (P³) présente une cuspidé centrale relativement haute par rapport à la longueur de la dent. La carnassière (P⁴) montre un tubercule antéro-interne (protocône) davantage projeté vers l'avant que chez le Jaguar; de sorte que la longueur de la dent est plus grande quand on la mesure à partir de ce tubercule antéro-interne (25,1 mm) que quand on la mesure à partir du tubercule antéro-externe (24,3 mm).

Dentition inférieure. Les proportions des deux dernières dents inférieures sont particulièrement significatives pour séparer Pumas et Jaguars. On peut en juger directement par l'aspect des dents, ou encore s'aider d'indices ou de graphiques. On observe en particulier, chez les Pumas, que P₄ est relativement haute et courte et que M₁ est étroite avec un cingulum interne concave vers l'intérieur. Ces deux caractères peuvent se figurer sur un graphique où l'on porte en abscisse la longueur de M₁ et en ordonnée la longueur de P₄ ou la largeur de M₁. J'ai déjà montré [Hoffstetter 1949 c] que dans les deux cas, le point représentatif du fossile de Chalán tombe dans l'aire des Pumas, et largement en dehors de celle des Jaguars. Dans le cas présent, particulièrement typique, on peut même s'en rendre compte par la simple considération des indices. En effet l'indice $L.P_4/L.M_1$ est égal chez le fossile considéré à $17,0 : 20,1 = 0,845$, alors que la variation observée chez les Pumas est 0,795-0,946 et celle des Jaguars 0,912-1,085. De même l'indice $L.M_1/L.M_1$ est égal chez notre fossile à $8,7 : 20,1 = 0,432$, alors que la marge des Pumas est 0,409-0,530 et celle des Jaguars (vivants et fossiles) 0,478-0,563. On remarque que les deux indices ne permettent pas toujours de séparer Pumas et Jaguars puisqu'il apparaît pour chacun une marge commune; mais la caractéristique du fossile de Chalán tombe chaque fois en dehors de cette marge commune, du côté des Pumas, et ne laisse, par conséquent, aucun doute pour son interprétation.

En résumé tous les caractères du fossile puninien concordent à prouver qu'il s'agit d'un Puma. Les comparaisons utiles pour son interprétation doivent donc être faites avec les représentants actuels et fossiles du sous-genre.

COMPARAISON AVEC LES PUMAS ACTUELS. — Par sa taille, le crâne de Chalán ne peut être comparé qu'aux plus grands Pumas actuels, c'est-à-dire d'une part ceux du SW du Canada et du NW des États-Unis, d'autre part ceux de Patagonie. En fait il y a peu de probabilité pour qu'il ait une parenté immédiate avec le premier groupe, étant donné l'éloignement géographique. Et en effet un caractère, dont la signification a été soulignée par E. A. Goldman [1946], éloigne le fossile équatorien des Pumas nord-américains, pour le rapprocher des types sud-américains : comme chez ces derniers, le jugal s'étend postérieurement jusqu'au niveau du bord antérieur de la cavité glénoïde, tandis que le même élément est nettement plus court dans les formes boréales. Il en résulte que le type fossile ne peut guère être comparé, dans la faune actuelle, qu'avec *F. c. Pearsoni* THOMAS de la Patagonie argentine. Je connais cette dernière sous-espèce par les descriptions de J. A. Allen [1905] et de E. A. Goldman [1946]. C'est aussi à cette forme qu'il faut rapporter certaines mensurations effectuées par R. Parodi [1930] : en effet l'exemplaire n° 398a (26. 9) de Río Negro (Patagonie septentrionale) et le n° 1319 sans provenance atteignent respectivement 227 et 228 de longueur maxima, chiffres que l'on ne connaît en Amérique du Sud que chez les mâles de *F. c. Pearsoni*. C'est sur ces données que je baserai ma comparaison.

Le fossile de Chalán ressemble indéniablement au Puma patagonien, mais il présente des différences évidentes.

Chez *F. c. Pearsoni*, le museau est plus large, comme il apparaît dans les figures données par J. A. Allen [1905, pl. XXVIII] et aussi dans les mesures de R. Parodi [1930] : ces dernières sont très significatives puisqu'elles correspondent à deux crânes qui ont la même longueur totale que notre fossile ; mais la largeur du museau atteint 68 et 72,5 sur les bords internes des foramins infraorbitaires et 69 et 72,5 sur les canines ; ces deux mesures se réduisent à 62 et 63,4 chez le fossile. Les nasaux de ce dernier sont plus courts, moins prolongés vers l'avant, d'où il résulte une plus grande distance entre le prosthion et le bord supérieur de l'ouverture nasale ; les mêmes éléments, à leur extrémité postérieure, sont plus acuminés, moins arrondis. La fossette frontonasale, qui est très effacée chez *F. c. Pearsoni*, est au contraire bien marquée chez le fossile. Les processus postorbitaires de ce dernier sont plus aigus et plus prolongés latéralement (le chiffre de 87 qui correspond à la distance entre leurs pointes, surpasse tous ceux qui ont été notés sur les Pumas actuels). Les crêtes frontales du fossile sont plus arquées vers l'avant et beaucoup moins prolongées en arrière que chez *F. c. Pearsoni* ; leur disposition est, par contre, très comparable à celle de divers grands Pumas nord-américains. La constriction postorbitaire du Puma puninien est longue pour un Puma, surtout si on la compare à celle des petites sous-espèces ; elle est plus étendue également que chez *Pearsoni* ; mais elle est très semblable à ce qu'on observe par exemple chez *F. c. hipolestes* (fig. de E. A. Goldman [1946, p. 282]). La partie postcrânienne du fossile est allongée, plus que chez le Puma patagonien, puisque la distance bregma-inion est de 86 chez le premier et 78 chez le second [R. Parodi, 1930] ; cet allongement a été considéré par F. Spillmann comme un caractère de Jaguar ; mais la morphologie reste du type Puma et est très comparable à celle de certaines races nordiques actuelles ; il s'agit, en fait, d'une forte saillie de l'inion en liaison avec une puissante musculature cervicale. Les arcs zygomatiques du fossile sont plus convexes, dans leur partie sous-orbitaire, que ceux de *F. c. Pearsoni*.

La face inférieure du crâne montre également quelques différences. En particulier le maxillaire du fossile se prolonge, en arrière de la carnassière, par une pointe saillante qui s'étend à 11 mm au delà du bord postérieur de l'alvéole ; ce caractère est probablement en relation avec la réduction relative des dents dont je parlerai plus loin. D'autre part, la suture maxillo-palatine aboutit, non pas au fond de l'échancrure latérale du palais, mais au delà, entre le processus ptérygoïdien et la série dentaire : c'est là un caractère qu'on connaît chez les Jaguars, mais que je n'avais pas encore rencontré dans les Pumas. Enfin il faut noter, chez le fossile, la réunion des processus mastoïde et paroccipital presque jusqu'à leur extrémité : cette particularité le distingue en fait de tous les Pumas actuels que j'ai pu examiner.

D'après la pl. XXVII de J. A. Allen [1905], la mandibule de *F. c. Pearsoni* se distingue de celle du fossile par son processus angulaire davantage saillant vers le bas, et plus tronqué postérieurement. La pièce du Puma patagonien paraît d'autre part plus élevée au niveau du diastème.

Enfin on note une importante différence, entre les deux formes comparées, dans la puissance du système dentaire. A taille égale du crâne, les dents sont beaucoup plus fortes chez *F. c. Pearsoni*. C'est particulièrement net en ce qui concerne les canines et les carnassières. Par exemple P⁴ atteint 26 à 27,4 de long chez les mâles de *F. c. Pearsoni*, contre 24,3 chez le fossile équatorien. La carnassière inférieure (M₁) mesure 20,7 à 22 chez les premiers, contre 20,1 chez le dernier.

En résumé, le grand Puma fossile de l'Équateur se distingue des divers représentants actuels de *Felis (Puma) concolor*. Mais il est difficile de décider si les différences observées ont une valeur spécifique ou subs spécifique. Comme je l'ai dit plus haut, c'est conventionnellement que je sépare spécifiquement du groupe actuel les formes fossiles d'Amérique du Sud sous le nom de *Felis (Puma) platensis* AMEGHINO.

COMPARAISON AVEC LES PUMAS FOSSILES. — La comparaison avec les Pumas fossiles est beaucoup plus difficile étant donné la connaissance imparfaite que nous avons de ceux-ci. On a rapporté au sous-genre *Puma* un certain nombre de pièces de Félins, trouvées dans le Pléistocène d'Amérique du Nord et du Sud.

Les fossiles nord-américains ont fait l'objet d'une récente revision de G. G. Simpson [1941]. La forme la mieux connue est le *Felis bituminosa* MERRIAM et STOCK 1932, du Pléistocène de Californie. C'est un Puma plus petit que le fossile de Chalan, mais il représente peut-être, comme le suggère G. G. Simpson, la femelle de *Felis Daggetti* MERRIAM 1918, dont la provenance est la même. Or, la mandibule type de cette dernière espèce se distingue clairement de la forme puni-

nienne par sa taille un peu plus forte, par son processus coronoïde très incliné, et par son processus angulaire plus tombant vers l'arrière et plus développé verticalement, rappelant ainsi celui de *F. c. Pearsoni*. Les espèces créées sur les pièces de l'Est des États-Unis sont très incomplètement connues ; elles correspondent à de grandes formes dont la marge de variation paraît dépasser celle des plus grands Pumas actuels ; elles sont toutes groupées par G. G. Simpson [1941] sous le nom de *F. (P.) inexpectata* (COPE), mais cette espèce n'est pas parfaitement définie, et une comparaison utile est encore impossible avec la forme fossile équatorienne.

TABLEAU VII

Mesures de la dentition supérieure de *F. (P.) platensis*.

	Type de <i>F. platensis</i> du Río Matanza (Buenos-Aires) mes. F. Ameghino	Paratype de <i>F. platensis</i> de Dolores (Buenos-Aires) mes. F. Ameghino	Type de « <i>Pristinofelis</i> <i>Chimborazi</i> » de Punín (Équa- teur) EPN, V. 1440 mes. R. Hoffstetter
Largeur transversale de la série des incisives supérieures.....			28,5
Longueur de la série C ¹ -P ⁴			68
Canine supérieure :			
diamètre antéro-postérieur à la base de la cou- ronne.....		15	15,5
diamètre transversal à la base de la couronne..		13	13
Distance C ¹ -P ²			6
Longueur de la série P ² -P ⁴			47
P ² : longueur antéro-postérieure.....			5
largeur maxima.....			3,5
P ³ : longueur antéro-postérieure.....			17,0
largeur maxima.....			9,4
P ⁴ : longueur antéro-postérieure.....	28	28,5	24,3
largeur maxima.....	13	13	12,6

TABLEAU VIII

Mesures de la dentition inférieure de *F. (P.) platensis*.

	Paratype de <i>F. platensis</i> de Dolores (Buenos-Aires) M B A, n° 852 mes. R. Méndez- Alzola	<i>F. platensis</i> de Tarija (Bolivie) M B A, n° 1456 mes. F. Ameghino et R. Méndez- Alzola	<i>F. platensis</i> de Tarija (Bolivie) Coll. Echazú, MT mes. R. Hoffstetter	Type de « <i>Pristinofelis</i> <i>Chimborazi</i> » de Punín (Équa- teur) EPN, V. 1440 mes. R. Hoffstetter
Longueur de la série C ₁ -M ₁	76,5		78,2	78
Canine inf ^{re} : diamètre ant.-post. à la base de la couronne.....	14,6			15
diamètre trans. à la base de la couronne.....	11,5 ¹			11,5
Longueur du diastème.....	11,	12 ²		12,5
Longueur de la série P ₃ -M ₁	50 ²	48 ²	50	50
P ₃ longueur antéro-postérieure.....	13,7	13	13,2	13,6
largeur maxima.....	7,5	7,3	7,1	7,6
P ₄ longueur antéro-postérieure.....	17,3	16,4	17,0	17,0
largeur maxima.....	8,5	8,2	8,7	9,2
M ₁ longueur antéro-postérieure.....	19,6	19,4	20,3	20,1
largeur maxima.....	8,2	8,7	8,9	8,7

1. Cette mesure a été estimée à 11 mm par F. Ameghino. La publication de R. Méndez-Alzola porte 17,5 : il s'agit certainement d'une erreur typographique ; il est probable que le chiffre rectifié par R. M.-A. est 11,5.

2. Chiffres de F. AMEGHINO [1902 b].

Les restes de Pumas sud-américains sont encore peu nombreux; ils ont été énumérés plus haut et sont tous placés ici dans l'espèce *F. (P.) platensis* AMEGHINO 1889. Les dimensions connues des pièces argentines et boliviennes concordent remarquablement avec celles du fossile équatorien. Malheureusement, la comparaison ne peut guère porter que sur les dents dont on trouvera les mesures dans les tableaux VII et VIII.

On remarquera de suite la presque identité entre les mesures de la dentition inférieure, bien que ces chiffres intéressent une pièce argentine, deux boliviennes et une équatorienne. Il en résulte que, sur les graphiques que j'ai donnés précédemment [Hoffstetter, 1949 c] les points représentatifs correspondants sont extrêmement voisins. On remarquera aussi une grande similitude de forme et de dimensions entre les pièces mandibulaires figurées par F. Ameghino [1902 b] et celle qui est étudiée ici. Dans ces conditions, il paraît impossible d'admettre une séparation spécifique entre ces diverses formes, et c'est pourquoi je place « *Pristinofelis Chimborazi* » dans l'espèce d'Ameghino.

Les quelques mesures homologues de la dentition supérieure sont en partie un peu plus divergentes. On observe cependant que le fossile de Dolores, comme celui de Punín, possédait une canine relativement faible comparée à celle de *F. c. Pearsoni*. Mais une différence apparaît en ce qui concerne la carnassière. Cette dent est nettement plus forte dans les exemplaires argentins que dans celui des Andes équatoriennes. L'écart est cependant compatible avec une variation individuelle intra-spécifique. Mais il pourrait être significatif si, comme le dit F. Ameghino, les restes trouvés à Dolores appartiennent à un même individu, lequel posséderait alors une M_1 un peu plus faible et une P^4 nettement plus forte que le type de Chalán. Mais il ne faut pas oublier que les mesures de F. Ameghino n'étaient qu'assez approximatives et qu'elles ont été souvent rectifiées par des travaux postérieurs. Quoi qu'il en soit, il n'est pas impossible que cette différence se confirme par la suite. On sera peut-être alors conduit à séparer le fossile de Chalán comme une sous-espèce qui devrait être nommée *F. (P.) platensis Chimborazi* (SPILLM.).

AUTRES RESTES ÉQUATORIENS. — Il est vraisemblable que certains éléments des membres et des extrémités trouvés à Punín et à Calhúa, dans la région interandine, correspondent à ce grand Puma. Mais il m'est difficile, en l'absence de matériel de comparaison, d'en séparer les pièces qui pourraient appartenir à un Jaguar.

Le gisement côtier de La Carolina n'a fourni jusqu'à présent que de très rares restes de Félins. Un fragment antérieur d'une *branche mandibulaire* droite (V. 1439. Pl. V, fig. 6, 6a) provient d'un jeune individu pourvu de sa dentition de lait. La pièce comprend la région symphysaire, les alvéoles des incisives et de la canine et les dents Dp_3 et Dp_4 parfaitement conservées. Les dimensions sont les suivantes, avec celles d'un jeune Puma actuel du Pichincha :

	Fossile de La Carolina V. 1439	<i>F. (P.) concolor</i> actuel de l'Équateur E. 523
Longueur max. de la symphyse.	24,8	23
Hauteur au diastème.	17,3	15,3
Hauteur interne derrière Dp_4	15,5	15,3
Épaisseur sous Dp_3	7,2	5,4
Longueur Dp_3 - Dp_4	21,9	20,3
Dp_3 longueur antéro-postérieure.	9,6	9,2
largeur maxima.	3,7	3,5
Dp_4 longueur antéro-postérieure.	12,5	11,6
largeur maxima.	4,7	4,2

La morphologie de cette pièce et des dents conservées est presque exactement semblable à celle d'un Puma équatorien actuel du même âge. Les dimensions sont cependant légèrement plus fortes et la partie antérieure un peu plus puissante.

Le fossile pourrait fort bien être rapporté à *F. (P.) concolor*. Mais sa taille, un peu plus forte que celle de la variété locale, le rend également compatible avec l'espèce pléistocène *F. (P.) platensis* dont on ne connaît pas encore de pièces juvéniles. La biologie actuelle du groupe nous montre d'ailleurs que la même variété a très bien pu habiter à la fois le couloir interandin et la zone littorale.

Je connais également un *naviculaire* gauche du même gisement. Il appartient incontestablement à un grand Félin et mesure 22,5 d'extension dorsoplantaire et 17,8 de large. Mais je n'ai pas les éléments nécessaires pour établir s'il s'agit d'un Puma ou d'un Jaguar.

Je répète qu'une interprétation définitive des Pumas fossiles est encore impossible. Leurs relations avec l'espèce actuelle exige des restes plus abondants pour être précisées. Il est cependant intéressant de noter dès à présent que, dans les deux Amériques, de grands Pumas ont vécu au Pléistocène et présentaient alors une plus large extension que les grandes races survivantes, qui ne se trouvent aujourd'hui qu'au NW et au S de l'aire de répartition du groupe.

Genre *Panthera* OKEN 1816.

Sous-genre *Jaguarius* SEVERTZOW 1858.

= *Jaguarius* SEVERTZOW 1858 (*Rev. Mag. Zool.*, t. X, p. 386).

= *Pardotigris* KRETZOI 1929 (*Congr. Int. Zool. Budapest*, t. X, p. 1325).

Le Jaguar, unique représentant actuel du sous-genre, est le plus grand des Félins d'Amérique. C'est, au moins aujourd'hui, une forme tropicale ou subtropicale, dont l'habitat s'étend depuis le Texas jusqu'au S de l'Argentine centrale. En altitude il ne dépasse pas 1.500 m, même dans la zone équatoriale. Il semble que son aire de répartition ait été plus vaste, mais, comme il arrive pour tous les grands fauves, l'animal recule peu à peu devant l'homme.

Selon les spécialistes modernes, on doit considérer toutes les formes actuelles de Jaguar, et bon nombre de fossiles, comme appartenant à la même espèce : *Panthera (Jaguarius) onca* (LINNÉ). Mais on y distingue diverses sous-espèces qui ont été précisées principalement par E. W. Nelson et E. A. Goldman [1933], par A. Cabrera [1933] et par R. I. Pocock [1939]. Le dernier auteur réduit à 8 le nombre des sous-espèces reconnues, parmi lesquelles 3 seulement sont sud-américaines. Les exemplaires de la zone équatoriale sont relativement petits. Des tailles plus grandes s'observent en Amérique du Nord. Mais la forme actuelle la plus puissante, *P. o. palustris* (AMEGHINO) = *paraguensis* (HOLLISTER) = *Milleri* NELSON et GOLDMAN, vit dans les régions australes : Paraguay, Matto Grosso et N de l'Argentine.

On a trouvé des formes fossiles appartenant à ce groupe, aussi bien en Amérique du Nord qu'en Amérique du Sud, et il est intéressant de souligner dès à présent que l'aire d'extension du genre allait, au Pléistocène, beaucoup plus loin que de nos jours, vers le N et vers le S. Par ailleurs nous verrons que les types fossiles sont en général nettement plus puissants que les actuels ; certains sont comparables par leur taille à *P. o. palustris*, d'autres sont encore plus forts.

Parmi les fossiles nord-américains, il faut d'abord séparer le redoutable *Panthera (Jaguarius) atrox* (LEIDY), excellemment décrit par J. C. Merriam et Ch. Stock [1932]. On l'a longtemps comparé, surtout à cause de sa taille, aux Lions et aux Tigres de l'Ancien Monde. Se basant sur la description précédente, G. G. Simpson [1941] arrive à la conclusion qu'on doit le considérer en réalité comme un Jaguar géant, mais spécifiquement distinct des formes actuelles. Ce grand fauve a vécu au Pléistocène depuis le Mississipi jusqu'au Mexique, la Californie et même l'Alaska d'après Ch. Frick.

En ce qui concerne les vrais Jaguars, leur présence à l'état fossile en Amérique du Nord n'a été établie que récemment. En effet, G. G. Simpson [1941] a montré qu'il fallait considérer comme tels, divers restes de grands Félinés rencontrés sur presque tout le territoire des États-Unis, mais surtout dans la partie orientale. L'auteur américain groupe ces restes sous le nom de *P. (J.) onca augusta* (LEIDY), sous-espèce qui reste très en deçà de la taille de *P. atrox*, mais qui en moyenne dépassait quelque peu la grande forme australe actuelle *P. o. palustris*.

Une revision des Jaguars fossiles de l'Amérique australe a été faite par A. Cabrera [1933]. L'auteur y sépare, sous le nom de *P. o. mesembrina* CABRERA, une sous-espèce disparue dont tous les restes connus proviennent de Puerto Consuelo (extrême S du Chili). Il s'agit d'une forme gigantesque qui, en ce qui concerne la taille, se place entre les plus grands Jaguars actuels et *P. atrox* du Pléistocène nord-américain. Elle se distingue en outre par son habitat situé à plus de 50° de latitude Sud.

Par ailleurs le même auteur s'est attaché à démontrer, sur la base de descriptions, de mesures et de figures très convaincantes, que les divers restes de Jaguars fossiles argentins sont inséparables de la grande sous-espèce actuelle du Paraguay, du Matto Grosso et du N de l'Argentine. Il en résulte que tout cet ensemble doit recevoir le même nom subsppécifique et les lois de la priorité conduisent à adopter *palustris*, créé par F. Ameghino en 1888 sur un fossile de Lujan. Les divers noms proposés pour d'autres fossiles argentins n'en seraient que des synonymes ; c'est le cas de *fossilis* AMEGHINO 1889, *antiqua* AMEGHINO 1889, *proplatensis* AMEGHINO 1904. Il en est de même de celui qui désigne la sous-espèce actuelle, c'est-à-dire *paraguensis* HOLLISTER 1915 (et aussi *Milleri* NELSON et GOLDMAN 1933). On arrive ainsi à la conclusion que *P. o. palustris* est un grand Jaguar qui aurait occupé autrefois une zone très étendue vers le S, englobant la pampa argentine ; ses plus anciens restes pourraient correspondre au Pampéen inférieur (Ensénadien), et il aurait persisté jusqu'à nos jours sans modifications, mais en réduisant son aire de répartition à la zone tropicale et subtropicale qu'il occupe aujourd'hui.

Sauf une mention personnelle [Hoffstetter, 1949 c], on n'a pas encore signalé de Jaguars fossiles en Équateur, et d'une façon générale, dans la zone andine. Or, je montrerai plus loin que les restes de Jaguars de forte taille, comparables à la forme précédente et parfois même plus puissants, se rencontrent dans les gisements de Tarija (Bolivie) et de Punín (Équateur). Ceux du premier gisement ne me sont connus que par une visite rapide à La Paz et je ne pourrai les caractériser que par des mesures ; mais ceux du second me paraissent présenter quelques différences morphologiques avec *P. o. palustris*. Il serait d'ailleurs étrange, étant donné ce que nous savons de l'écologie des Jaguars actuels, que la sous-espèce du Paraguay et du Matto Grosso ait vécu autrefois à plus de 2.000 m d'altitude, en compagnie d'une faune où l'on relève au moins deux éléments actuels des Hautes Andes. Je crois donc nécessaire de séparer la forme andine puninienne sous le nom de *P. o. andina* subsp. nov. Il se peut qu'une étude ultérieure des fossiles de Tarija conduise à les placer dans la même sous-espèce qui aurait alors occupé les hautes vallées andines depuis la fin du Pléistocène inférieur jusqu'au 3^e Interglaciaire.

Panthera (Jaguaris) onca (LINNÉ. 1758) subsp. *andina* nov.

Fig.-texte 38 (à droite).

= *Machairodus neogaeus* (LUND) (part.)¹ Spillmann [1931, p. 53 ; 1938, p. 373].

= *Panthera onca* (LINN.) subsp. HOFFSTETTER [1949 c, p. 41, fig. 10, 11, 12, symboles n°s 9 et 10].

MATÉRIEL. — *Type* : EPN, V. 1506 : branche mandibulaire droite un peu incomplète, avec canine et molariformes (coll. C. Reyes).

Paratype : EPN, V, 1208 : Série P₃-M₁ un peu détériorée, sur fragment de maxillaire (coll. F. Spillmann n° 253).

Matériel rapporté à la même espèce : Quelques os des membres ou fragments.

GISEMENT ET NIVEAU GÉOLOGIQUE. — Les deux pièces proviennent de la zone de Punín (q. Colorada et q. de Chalán) et appartiennent au 3^e Interglaciaire (Puninien).

HISTORIQUE. Le premier reste de Jaguar fossile équatorien a été trouvé par F. Spillmann à Chalán (Punín). Il a reçu dans nos collections le n° V. 1208. Il s'agit d'une pièce assez fruste, qui comprend des débris de mandibule, encore engagés dans une gangue très résistante et qui porte les dents P₃, P₄, M₁, la dernière en bon état. Le fossile porte une étiquette de F. Spillmann avec l'indication « N° 253, Smilodon ?, Chaláng ». Il correspond certainement au « Unterkieferfragment » signalé par le même auteur [1931, p. 53] sous le nom de *Machairodus neogaeus* LUND, et rapporté à la même espèce que le crâne de *Smilodon* figuré par W. Branco [1883]. Or, les caractéristiques des dents précédentes sont bien d'un Jaguar. Mais leur taille inusitée, com-

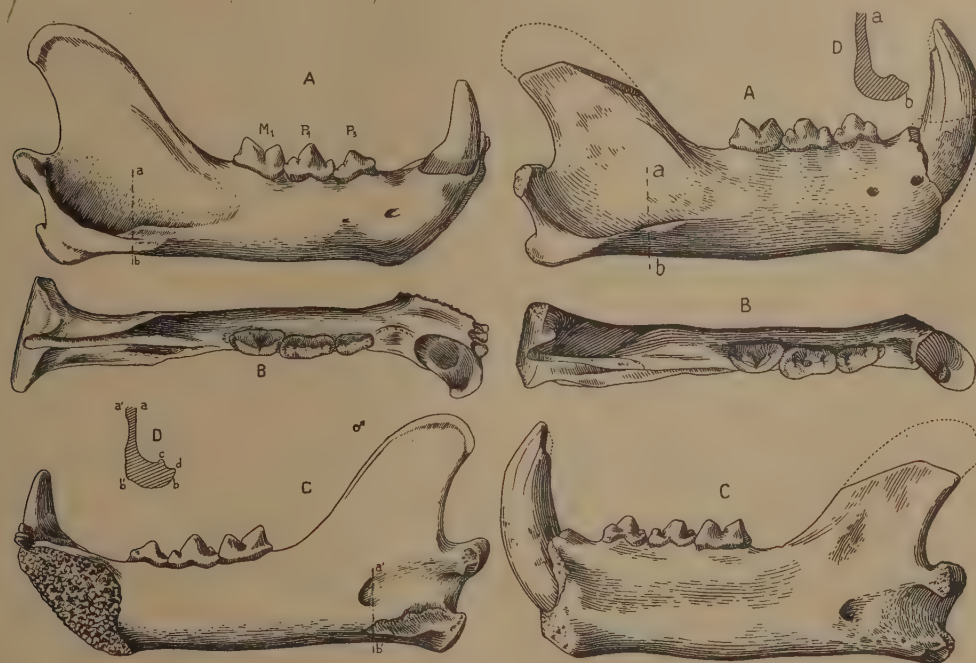


FIG. 38. — A gauche : *Panthera (Jaguaris) onca peruviana* (BLAINV.) actuel, branche mandibulaire droite, INM, 25. San José de Sumaco (Haut Napo). — A droite : *Panthera (Jaguaris) onca andina* nov. subsp., type, branche mandibulaire droite, EPN, V, 1506, Q. Colorada, Punín (Chimborazo), coll. C. Reyes.

A : face externe ; B : f. occlusale ; C : f. interne ; D : coupe suivant a b. $\times 2/5$.

parée à celle des animaux actuels de l'Équateur, a conduit F. Spillmann à les attribuer à un Machairodontiné ; c'est sans doute la présence de P₃, en même temps que l'opinion de Branco, qui lui ont fait adopter le genre *Machairodus*.

En 1949, mon collaborateur C. Reyes a récolté, dans la quebrada Colorada de Punín, une branche mandibulaire assez complète (V. 1506, fig. 38 droite) qui met en évidence certaines caractéristiques intéressantes. J'en fais le type de la sous-espèce *andina*. Elle correspond à un

animal puissant, mais moins que le précédent ; il peut s'agir d'une femelle tandis que l'exemplaire de F. Spillmann appartiendrait à un mâle.

Les deux échantillons établissent l'existence d'un grand Jaguar éteint dans la faune puninienne du couloir interandin de l'Équateur.

DESCRIPTION. Les caractères de Jaguars sont évidents. Dans le type, la fosse massétérienne est étendue ; son fond est lisse ; elle est bordée en avant, le long du bord antérieur du processus coronoïde, par un bourrelet beaucoup moins marqué que chez les Pumas ; elle est limitée en bas par une double crête, l'externe très saillante en dehors, de sorte que la branche mandibulaire est élargie dans la région préangulaire. Le processus angulaire est court et présente un développement vertical important. Mais surtout les dents appartiennent clairement au style Jaguar. La canine du type (qui est quelque peu sortie de son alvéole) est très puissante. Les dents molariformes sont basses. M_1 est très renflée. En ce qui concerne les indices dentaires, ils placent nettement la pièce type parmi les Jaguars. En effet, le rapport $L. P_4/L. M_1$ y atteint 1,000, tandis qu'il varie de 0,795 à 0,946 chez les Pumas et de 0,912 à 1,085 chez les Jaguars. Il est de même de $L. M_1/L. M_1$ qui atteint ici 0,558 contre 0,409-0,530 chez les Pumas et 0,484-0,548 chez les Jaguars actuels. Par contre le paratype, avec les valeurs respectives de 0,934 et 0,518 pour les deux indices précédents, reste dans la marge commune entre Pumas et Jaguars. Ceci illustre une fois de plus l'insuffisance des indices pour trancher un problème de ce genre, surtout lorsqu'il s'agit d'animaux de tailles différentes. Dans ce cas la représentation graphique bidimensionnelle est beaucoup plus significative ; et j'ai précisément montré [Hoffstetter, 1949 c, points n° 9 et 10 des fig. 10, 11, 12] que les points représentatifs des deux fossiles considérés ici tombent dans l'aire des Jaguars et se séparent clairement des Pumas.

On trouvera, dans le tableau IX, les dimensions principales des deux pièces de Punin, comparées à celles des divers Jaguars fossiles.

L'examen de ce tableau montre que, par ses dimensions, *P. o. andina* est très comparable à *P. o. palustris* d'Argentine et *P. o. augusta* des États-Unis. Elle représente cependant une sous-espèce distincte, comme le démontre la morphologie de sa mandibule, et comme pouvait le faire prévoir sa position géographique.

Comparée à celle des exemplaires vivants ou fossiles de *P. o. palustris* [A. Cabrera, 1933, pl. 10 et 11], la mandibule de *P. o. andina* apparaît courte et puissante. On note en particulier la hauteur extraordinaire de la branche horizontale. Il en résulte que les dents, qui sont déjà très basses, paraissent encore relativement plus petites par rapport au corps mandibulaire. La symphyse est en grande partie détruite dans le fossile équatorien ; mais sa partie inférieure conservée et la canine permettent de reconstituer son profil. Elle est beaucoup plus abrupte que chez les divers *P. o. palustris* actuels ou pléistocènes. On peut donc admettre, sur la base de ces différences, que *P. o. andina* et *P. o. palustris* sont subspécifiquement distincts. Leurs habitats parlent d'ailleurs dans le même sens. La première sous-espèce a habité les hauts couloirs interandins, à plus de 2.000 m d'altitude, tandis que la seconde est limitée aux terres basses du bassin du río Paraná et des pampas argentines.

La morphologie de la mandibule de Punin rappellerait plutôt celle de *P. o. augusta*, telle qu'elle apparaît dans les figures données par G. G. Simpson [1941, fig. 1, p. 3]. Mais il y a peu de chances pour qu'une même sous-espèce ait habité les Andes équatoriennes et le territoire des États-Unis. Nous nous trouvons sans doute en face d'une convergence de forme, telle qu'on en observe aujourd'hui entre les grands Pumas du NW des États-Unis et ceux de la Patagonie. Il est donc légitime de séparer le Jaguar puninien sous un nom particulier.

TABLEAU IX

Mesures de la mandibule et des dents inférieures chez les Jaguars fossiles.

	<i>P. o. mesembrina</i> Pto. Consuelo (S. Chili) mes. A. Cabrera		<i>P. onca</i> subsp. Tarija (S. Bolivie) mes. R. Hoffstetter		<i>P. o. andina</i> Punin (Équateur) mes. R. Hoffstetter		<i>P. o. palustris</i> Argentine mes. A. Cabrera				<i>P. o. augusta</i> États-Unis mes. G. C. Simpson		
	MLP 10-93 mâle ?	MLP 10-91 femelle ?	MT mâle ?	MT femelle ?	EPN V. 4208 mâle ?	EPN V. 1506 femelle ?	MLP 10-9 mâle ?	MBA 970 mâle ?	MLP M. 257	MLP 10-11	MBA 992 femelle ?	AM 32633 mâle ?	USNM 11470 femelle ?
Longueur de la mandibule.....							195	185			187	203	173a
Longueur, depuis le bord antérieur de la canine jusqu'au milieu du bord posté- rieur du condyle.....						175 41							
Hauteur devant P ₃			42			39,5						42	34a
Hauteur devant P ₄			44,5			40	38	39,5	34	36,5	35,3	43	37
Hauteur devant M ₁		45	45			43							
Hauteur derrière M ₁			44			17,5	105	103	99a	99a	97,2	105,4	95
Épaisseur sous le bord postérieur de M ₁ ..						96,4							
Longueur de la série C ₁ -M ₁		113	125			21							
C ₁ : diamètre antéro-postérieur au collet.			24,3			16,2							
diamètre transversal au collet.....			19			56,4							
Longueur de la série P ₃ -M ₁			73			16,9						65,7	56,5
P ₃ : Longueur.....			19	15,7		16,5						18,2	16,1
largeur.....			10,1	8,1		? 8,5						9	8,3
P ₄ : Longueur.....			25,6	22,2		22,7						24,7	21
largeur.....			12,5	11,1		12 + 12,0						12,4	11a
M ₁ : Longueur.....	29,5	26	26,7	20		20,6	24,5	23,5	23	23	22	24,6	20,7
largeur.....	14	13	12,5	10,6		11,5	12	13	11	11	11,2	12,7	11,1

Autres Jaguars andins.

Il convient de mentionner ici l'existence, non signalée jusqu'à présent, de grands Jaguars dans la faune du Pléistocène ancien de Tarija (Bolivie). Aucun reste de ces animaux ne paraît avoir figuré dans les collections sur lesquelles a été faite l'étude de M. Boule [1920]. Mais j'ai observé, dans la collection Echazú du Musée de La Paz, 3 pièces mandibulaires qui sont d'incontestables Jaguars. Leurs dimensions figurent dans le tableau IX. Deux de ces pièces concordent par la taille avec les 3 sous-espèces précédemment considérées. Mais la troisième est extraordinairement puissante et correspond sans doute à un mâle très robuste. Elle établit en quelque sorte une transition vers la forme géante du territoire de Magellan (S du Chili), que A. Cabrera [1933] a décrite sous le nom de *P. o. mesembrina*. Il ne m'est pas possible, sans avoir les pièces en mains, de les interpréter avec sécurité. Il est fort possible cependant que la forme de Tarija, assez ancienne géologiquement, constitue un type andin particulièrement puissant qui pourrait être l'ancêtre du Jaguar de Punin.

FELIDAE MACHAIRODONTINAE

La sous-famille des Machairodontinés est connue depuis l'Oligocène en Amérique du Nord et en Europe, avec *Hoplophoneus* et *Eusmilus* comme premiers représentants. L'évolution du groupe a eu lieu principalement dans l'hémisphère Nord.

A la fin du Tertiaire un rameau passe en Amérique du Sud et y atteindra son degré le plus élevé de spécialisation.

Les restes les plus anciens de ce dernier continent appartiennent au Chapadmalien d'Argentine, que beaucoup d'auteurs placent dans le Pliocène tandis que d'autres en font la base du Quaternaire. Les seules pièces connues, fragment de bassin et éléments de la patte postérieure, ont été étudiées récemment par L. J. Kraglievich [1948], qui les a séparées dans un genre et une espèce particuliers : *Smilodontidion Riggii*. Il sera intéressant de connaître plus à fond ce genre qui, s'il se révélait un prédécesseur austral de *Smilodon* comme semble le suggérer son auteur, introduirait une conception nouvelle sur l'origine du dernier genre.

Mais c'est surtout au Pléistocène que le groupe a laissé des vestiges dans les terrains sud-américains. Tous appartiennent au genre *Smilodon*, que l'on connaît également en Amérique du Nord et que l'on a parfois tenté de subdiviser en sous-genres.

Genre *Smilodon* LUND 1842.

= *Hyaena* (part.) LUND [1839], nec BRISSON 1762 (Regnum Animale).

= *Machairodus* (part.) auct., nec KAUP 1833 (Descr. oss. foss., II, p. 24).

= *Smilodon* LUND [1842].

incl. *Trucifelis* LEIDY 1868, *Dinobastis* COPE 1893, *Smilodontopsis* BROWN 1908, *Prosmilodon* RUSCONI 1929.

Le premier reste sud-américain décrit, et en même temps le géotype, appartient à la faune des cavernes du Brésil oriental. Il s'agit d'un animal puissant dont quelques restes, longtemps discutés, ont d'abord été nommés « *Hyaena* » *neogaea* LUND 1839 ; c'est sur un meilleur matériel de la même provenance que Lund a fondé en 1842 son *Smilodon populator*. Ces derniers restes permettent une interprétation générique certaine, mais ils ne donnent pas une diagnose spécifique suffisante pour qu'il soit possible d'effectuer une comparaison valable avec les formes décrites dans d'autres régions. Cependant un crâne presque entier du Brésil a été figuré par Blainville dans son Ostéographie. Il se trouve aujourd'hui dans les collections du Muséum national de

Paris, où M. Boule l'a examiné et où je l'ai moi-même étudié. Les mêmes collections contiennent également quelques autres pièces brésiliennes trouvées par Seguin : mandibule, fragment de croc, divers os de la patte postérieure. Il est au moins probable que ce matériel appartient à l'espèce de Lund. Dans une lettre de mai 1949, L. J. Kraglievich reconnaît à celle-ci des analogies avec l'espèce argentine du Pampéen inférieur, *Sm. ensenadensis* ; ces analogies porteraient sur la taille, le profil du crâne et la présence de P_3 à la mandibule. En fait, il faut remarquer d'abord que *Sm. neogaeus* est beaucoup plus puissant que la forme ensénadienne, comme l'attestent les figures de Lund [1846, pl. 47-48] et le matériel du Muséum de Paris. D'autre part P_3 n'y est pas constante ; je ne la connais que dans l'exemplaire figuré par Blainville, mais elle manque dans la mandibule figurée par Lund [1846] et dans celle de la collection Seguin. Cependant, à l'appui des vues de L. J. Kraglievich, il faut noter que, d'après mes propres observations, les diverses canines supérieures connues de *Sm. neogaeus* ont un bord antérieur non crénelé, caractère que F. Ameghino a utilisé pour définir *Sm. ensenadensis*.

L'Argentine a fourni des restes pléistocènes appartenant à deux espèces du même genre.

Il s'agit d'abord d'une grande forme trouvée dans le Pampéen supérieur (Bonaérien-Lujanien) et connue sous le nom de *Smilodon bonaerensis* (Muñiz 1845, *sub Muñifelis*). Le type est bien connu, grâce aux publications de H. Burmeister [1867], F. Ameghino [1907] et R. Méndez-Alzola [1941]. Il se caractérise par sa forte taille, son profil cranien presque rectiligne, son croc crénelé sur ses deux tranchants, et l'absence des P_3 à la mandibule. Mais on remarquera que les restes sur lesquels portent les travaux précédents sont encore peu nombreux, de sorte qu'on est encore à peine informé sur les marges de variation de l'espèce, ce qui rend difficile l'interprétation d'autres restes voisins.

Une forme plus ancienne, *Sm. ensenadensis* AMEGHINO 1888, se rencontre dans le Pampéen inférieur (Ensenadien) de l'Argentine. Elle est encore moins connue. Son auteur l'a fondée sur une canine supérieure et l'a d'abord caractérisée par sa taille moindre que chez l'espèce précédente et son croc supérieur moins comprimé et non crénelé sur son bord antérieur. En 1889, sans ajouter d'autre matériel, il rapporte la pièce au genre « *Machairodus* », et caractérise son espèce par la présence constante de P_3 biradiculées à la mandibule et par le profil cranien plus convexe que chez *Sm. bonaerensis*. Sur ces bases on a rapporté à cette espèce les pièces de l'Ensenadien qui concordaient avec cette définition. Des travaux postérieurs ont montré que, en tout cas, il ne pouvait s'agir d'un vrai *Machairodus*, lequel ne semble pas avoir atteint l'Amérique du Sud. L'espèce doit donc reprendre son premier nom : *Smilodon ensenadensis*. Bien entendu, ici encore, les limites de variation n'ont pas été précisées. En ce qui concerne la taille, par exemple, il semble bien qu'en moyenne les restes de *Smilodon* trouvés dans le Pampéen inférieur soient plus petits que ceux du Pampéen supérieur ; mais on relève, dans les mesures effectuées par R. Méndez-Alzola, des pièces ensénadiennes dont les dimensions dépassent parfois celles du type de *Sm. bonaerensis* ; il est vrai que certains auteurs (y compris L. J. Kraglievich, lettre de mai 1949) admettent l'existence possible des deux espèces dans l'Ensenadien, mais on aimerait une démonstration décisive. L'ignorance où l'on est des limites inférieures de l'espèce rend également incertaines les coupures proposées pour des restes plus petits : c'est le cas de la sous-espèce *minor*, récemment créée par L. J. Kraglievich [1948, p. 11] pour un petit individu de l'Ensenadien de Miramar. Par ailleurs la présence de P_3 serait constante chez l'espèce, d'après J. L. Kraglievich qui ajoute que cette dent est souvent biradiculée (lettre de mai 1949) ; ce serait là un point intéressant à préciser et qui deviendrait significatif si en effet toutes les mandibules de *Smilodon* de l'Ensenadien argentin ont conservé cette dent. J'ai su que J. L. Kraglievich a pu observer un bon nombre de restes de *Smilodon* du Pampéen inférieur, et qu'il se propose de faire une révision du genre. Un tel travail permettra sans doute d'éclairer bien des points obscurs.

Le gisement de Tarija (Bolivie), qui correspond vraisemblablement à l'Ensénadien supérieur, a également fourni divers restes de *Smilodon*. La taille est inférieure à celle du type de *Sm. bonariensis* et s'approche de celle de *Sm. ensenadensis*. F. Ameghino [1902b] a rapporté à cette dernière espèce, sous le nom de *Machaerodus ensenadensis*, un fragment mandibulaire trouvé à Tarija et qui porte un alvéole double correspondant à P_3 . Plus tard [1904a], le même auteur a créé une espèce particulière *Sm. crucians*, sur une petite mandibule dépourvue de P_3 ; cette pièce proviendrait également de Tarija, selon A. Castellanos (1922) et L. J. Kraglievich [1947], et non de Buenos-Aires comme l'avait cru F. Ameghino. En 1920, M. Boule place tous les restes de *Smilodon* de Tarija sous le nom de *Smilodon neogaeus* (LUND) var. *ensenadensis* (AMEGH.); la tête osseuse qu'il figure (MPP, 1907-15) ne porte pas de P_3 , mais l'auteur signale une mandibule du même gisement qui présente l'alvéole de cette dent et conclut qu'il s'agit d'une « différence sans importance, due à l'âge ou au sexe, ou simplement à la persistance, chez certains individus, d'un caractère ancestral qui a disparu chez d'autres ». Enfin en 1947, L. J. Kraglievich figure et décrit le type de *Smilodon crucians* et rapporte à cette espèce les restes de *Smilodon* sans P_3 trouvés à Tarija; en outre, il crée la sous-espèce *Smilodon ensenadensis jerox* pour recevoir les pièces du même gisement qui ont conservé cette dent. J'avoue que cette coexistence de deux *Smilodontes* différenciés essentiellement par ce caractère me paraît suspecte; et ceci d'autant plus que, à mesure que se multiplient les récoltes, la plupart des gisements fournissent des restes de *Smilodon* qui conservent éventuellement la troisième prémolaire inférieure; c'est le cas de la Californie, du Brésil oriental, de l'Ensénadien d'Argentine et aussi, comme nous le verrons, du Carolinien de l'Équateur. Il se pourrait donc que M. Boule ait raison et que tous les restes de Tarija appartiennent à une forme unique, mais variable quant à ce caractère. Il est malheureusement difficile de la nommer. Peut-être, comme l'a admis M. Boule, constitue-t-elle une simple variété de *Sm. neogaeus*; peut-être est-elle une sous-espèce de *Sm. ensenadensis*. S'il est démontré qu'elle équivaut à une espèce propre (elle a en effet un croc crénelé des deux côtés, au contraire de ce que l'on observe chez les deux espèces précédentes), elle devrait recevoir le nom de *Sm. crucians* et être considérée comme un rameau dérivé de *Sm. ensenadensis*, un peu plus récent, localisé plus à l'W dans la zone andine et caractérisé par sa tendance à la perte de P_3 et par sa canine crénelée en avant et en arrière. C'est cette dernière conception que nous admettons jusqu'à ce que des travaux détaillés nous fassent connaître plus complètement les espèces critiques *Sm. neogaeus* et *Sm. ensenadensis*.

On voit, par ce qui précède, combien imprécises sont encore les coupures spécifiques des *Smilodon* pléistocènes sud-américains. On peut considérer que *Sm. ensenadensis* et *Sm. bonariensis* constituent les deux formes extrêmes, aussi bien du point de vue anatomique que stratigraphique. Entre les deux se placent les types du Brésil et de Bolivie dont une revision s'imposerait. Dans ces conditions, il est bien difficile de considérer les coupures subgénériques qui ont été proposées. Par exemple *Prosmilodon*, appliqué par C. Rusconi en 1929 à *Sm. ensenadensis*, pourrait fort bien inclure aussi *Sm. neogaeus*, comme me le signale L. J. Kraglievich, et par conséquent tomber en synonymie avec *Smilodon* s. s. Mais je pense, en définitive, qu'il est inutile de s'arrêter sur ce problème tant que les espèces n'auront pas été clairement définies; le plus prudent est de renoncer à y distinguer des sous-genres basés sur des types incomplètement connus.

Le genre *Smilodon* a vécu également en Équateur, à la fois dans le couloir interandin et dans la zone littorale, sans que rien jusqu'à présent permette de distinguer, même subséparément, les formes des deux zones. Je les grouperai donc sous la même rubrique, admettant par là que cet animal a présenté une large dispersion en altitude. Ce caractère n'est d'ailleurs pas excep-

tionnel chez les Carnivores, et l'on sait par exemple que le même Puma vit aujourd'hui depuis la forêt tropicale équatorienne jusqu'au voisinage des neiges éternelles.

Je me déclare également incapable, dans l'état actuel de nos connaissances sur les *Smilodon* sud-américains, de décider quelle est l'espèce représentée en Équateur. On ne peut nier ses analogies avec celle du gisement plus ancien de Tarija. Comme celle-ci, elle répond à des dimensions inférieures en moyenne à celles de *Sm. bonaerensis*; elle montre le même profil crânien, elle possède éventuellement une P_3 à la mandibule; son croc est légèrement crénelé en avant. Mais ces divers caractères, sur lesquels on a souvent fondé des diagnoses spécifiques, se retrouvent par exemple chez l'espèce nordique nommée *Sm. californicus*. En fait, il faut reconnaître que cette dernière est la seule qui soit bien définie, grâce à la belle monographie de J. C. Merriam et Ch. Stock [1932]. Seul un matériel abondant des divers gisements américains pourra permettre une diagnose précise des espèces classiques; des études statistiques pourront y séparer des sous-espèces géographiques ou stratigraphiques. Jusque-là, il serait prématuré de proposer une détermination pour des fossiles comme celui que nous connaissons en Équateur. Je désignerai donc ce dernier comme *Smilodon* sp.

Smilodon sp.

Fig.-texte 39, 40, 41 et Pl. V, fig. 8; VI, fig. 1 à 8.

- = *Machairodus* cf. *neogaeus* (LUND). Branco [1883, p. 137-147, pl. XIX].
- = *Machairodus neogaeus* (LUND). (part.). Spillmann [1931, p. 53; 1938, p. 373].
- = *Smilodon* sp. SPILLMANN [1941, p. 197; 1942].
- = *Machairodus* sp. SPILLMANN [1948, p. 261].
- = *Smilodon* sp. HOFFSTETTER [1949 b, p. 8].

MATÉRIEL. — 1° Du Puninien de Punín (q. Grande, Colorada, Chalán) (EPN).

- | | |
|--|--|
| V. 1507 : crâne subcomplet, prémaxillaire et canines brisées (Pl. VI, fig. 1 et fig. 39 du texte). | V. 1891 : rotule droite. |
| V. 1903 : vertèbre cervicale. | V. 1894 : tibia droit (fig. 41 C). |
| V. 2990 : omoplate droite incomplète (fig. 41 A). | V. 1895 : tibia droit déformé. |
| V. 1902 : partie proximale du radius droit. | V. 1896 : partie proximale du tibia droit. |
| V. 1899 : os magnum gauche. | V. 1212 : cuboïde droit. |
| | V. 1893 : métatarsien III gauche. |

2° du Carolinien de la région de La Carolina (EPN).

- | | |
|--|--|
| V. 1182 : canine supérieure droite (Pl. VI, fig. 6). | V. 1184 : branche mandibulaire gauche, à condyle brisé, avec alvéole de P_3 et les dents P_4 M_1 (Pl. VI, fig. 7). |
| V. 1185 : fragment de maxillaire gauche avec P^3 P^4 (Pl. VI, fig. 4). | V. 1191 : Dp_4 gauche dans un fragment de mandibule (Pl. V, fig. 8). |
| V. 1186 : fragment des prémaxillaires avec I^1 I^2 droites, I^1 I^3 gauches, probablement de l'individu V. 1185 (Pl. VI, fig. 2, 5). | V. 718 : fragment d'omoplate. |
| V. 1187 : fragment de maxillaire droit avec P^4 (Pl. VI, fig. 3). | V. 1188 : humérus droit (fig. 41 B). |
| V. 1193 : I^3 droite. | V. 1189 : scapho-lunaire gauche. |
| V. 1197 : fragment de I^3 droite. | V. 1190 : métacarpiens IV et V gauches, V droit. |
| V. 1195 : I^2 gauche. | V. 1206 : métacarpien III gauche. |
| V. 1183 : mandibule, brisée en arrière, avec I_2 I_3 P_4 M_1 gauches, I_2 I_3 C_1 P_4 M_1 droites (fig. 40 et Pl. VI, fig. 8). | V. 1203 et 1204 : phalanges 1 du doigt I de la main. |
| | V. 1292 : rotule. |
| | V. 1180 : péroné gauche. |
| | V. 1198 à 1202 : phalanges diverses. |

W. Branco [1883, p. 137-147, pl. XIX] a été le premier à faire connaître un reste équatorien de ce groupe. Il s'agit d'un crâne assez complet, trouvé à Punín, et que l'auteur allemand a nommé *Machairodus* cf. *neogaeus* (LUND).

F. Spillmann [1931, p. 53], rappelle la trouvaille antérieure et y adjoint, sous le nom de *Machai-*

rodus neogaeus LUND, un fragment de mandibule trouvé par lui dans la quebrada de Chalán (Punín). La pièce n'a pas été figurée ni décrite, mais je l'ai retrouvée dans la collection F. Spillmann. Il ne s'agit pas d'un Machairodontiné, mais d'un grand Jaguar désigné plus haut comme *Panthera (Jaguaris) onca andina*. Le même auteur [1938] mentionne encore *Machairodus neogaeus* dans sa liste postérieure des fossiles de Chalán. En 1941 et 1942 enfin, il cite en outre un *Smilodon* sp. dans la faune de La Carolina, basé cette fois sur des restes authentiques du genre, restes que j'ai retrouvés dans sa collection et qui seront décrits plus loin. F. Spillmann cite, en 1948, le même animal carolinien sous le nom de *Machairodus* spec.

J'ai moi-même effectué quelques trouvailles dans les gisements locaux de Punín et de La Carolina. Mais la meilleure pièce, un crâne assez complet, a été trouvée par mon collaborateur C. Reyes en fin 1948 dans la quebrada Grande de Punín.

DESCRIPTION. — Le crâne V. 1507 (fig. 39 et Pl. VI, fig. 1) est assez complet pour qu'on puisse y distinguer les caractères essentiels. Il est cependant regrettable, pour les mensurations, que les prémaxillaires et la partie moyenne des arcs zygomatiques soient brisés et aient dû être reconstitués, de sorte que l'estimation de la largeur maxima et les diverses dimensions qui partent du prosthion n'ont pas toute la précision voulue. Malgré tout, la reconstitution de ces parties est assez certaine pour que les mesures correspondantes présentent une approximation suffisante.

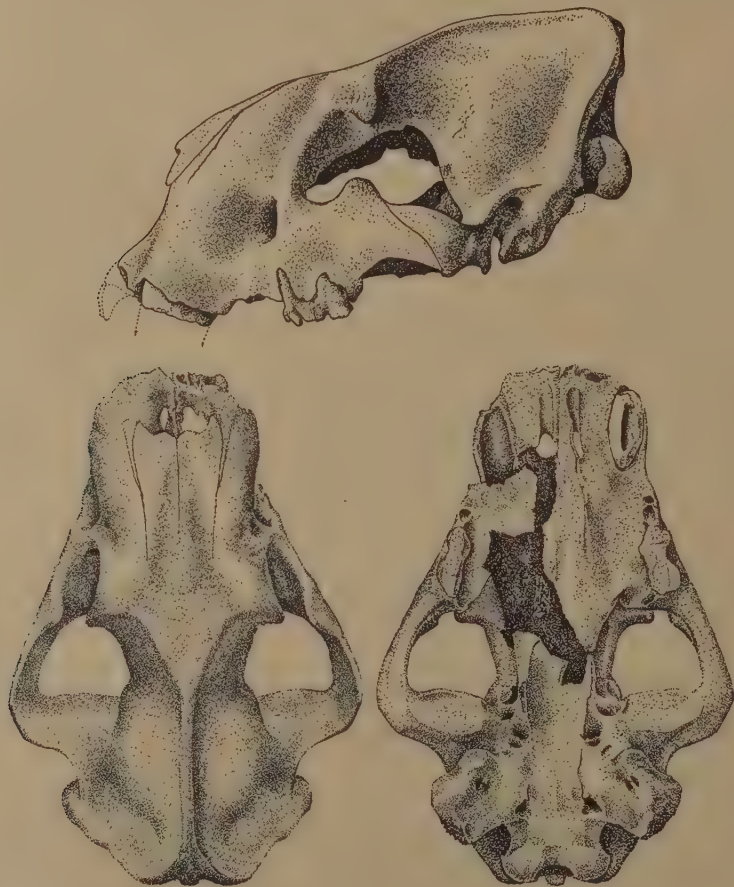


FIG. 39. — *Smilodon* sp. EPN, V. 1507. Crâne, faces latérale, dorsale, occlusale. $\times 1/4$. Q. Grande, Punín (Chimborazo), coll. C. Reyes.

Par ses dimensions, le crâne V. 1507 dépasse nettement celui du même gisement décrit et figuré par Branco [1883]. Cette dernière pièce n'accusait que 298 mm de long des condyles au prosthion, contre 324 dans le nouvel exemplaire. Ces deux chiffres se placent parmi les valeurs moyennes rencontrées par Merriam et Stock dans un lot de 25 crânes de *Sm. californicus*, où la même dimension varie de 273,1 à 344,1.

La longueur totale inion-prosthion du crâne V. 1507 est sensiblement égale à celle du type de *Sm. bonaerensis*, ce qui est assez surprenant, car nous verrons que dans l'ensemble les os

TABLEAU X

Mesures de crânes de *Smilodon*.

	<i>Sm. bonaerensis</i> MBA, 46 Lujan (Arg.) mesures R. Méndez-Alzola	<i>Smilodon</i> sp. EPN, V. 1507 Punín (Équat.) mesures R. Hoffstetter	<i>Sm. californicus</i> LAM, 2001-16 Rancho la Brea (Calif.) mesures Merriam et Stock
Long. prosthion-inion.	345,7	347 a	351
Long. prosthion-basion.	333 (l)	307 a	295
Long. prosthion-plan postérieur des condyles.		324 a	314
Long. prosthion-bord ant. de l'éch. post-palatine.	170	170 a	168
Long. prosthion-bord ant. des éch. post-maxillaires.		150 a	149,8
Long. basion-bord ant. de l'éch. post-palatine.	164	143 a	
Long. bord post cavité glénoïde-plan post. des condyles.		100	95
Long. prosthion-nasion.	165,5	170 a	
Long. nasion-inion.		191	
Long. des nasaux du milieu.	84	84	85
Larg. bizygomatique.	224,5	214 a	211
Larg. du museau sur les canines.	116,8	110	108
Larg. max. des nasaux.		58	
Larg. min. interorbitaire.	61,5 (l)	96	94,5
Larg. min. postorbitaire.	88 (l)	64	55,2
Larg. entre les pointes des processus post-orbitaires.	119,5	115,5	128
Larg. bimastoïde.	114,4	149	144,6
Larg. bicondylaire externe.	73	67,7	63
Larg. du foramen magnum.	36	27	
Distance entre les bases int. des apophyses postglénoïdes.	80	88	
Long. de la série C ¹ -P ⁴ sur alvéoles.	122	121	117,6
Long. de la série P ³ -P ⁴ sur alvéoles.		58	58,3
Larg. du palais entre les alvéoles internes des P ³		101,5	105
Larg. du palais entre les alvéoles post. des P ⁴		117	128
Larg. sur les parois ext. de la fosse mésop-térygoïde.		43	
Plus grand diamètre de l'orbite.	60,5	56	
Ouverture post. de l'orbite, entre processus du frontal et du jugal.	39	36	
Hauteur entre crête supraoccipitale et basion.	132,8	110	
Hauteur entre nasion et plan du palais.	97,5	104	

des membres de l'espèce équatorienne se révèlent plus petits que chez la forme du Pampéen supérieur de l'Argentine. Il faut sans doute admettre, compte tenu de cette observation, que le crâne de Punín appartenait à un mâle plus fort que la moyenne de l'espèce. Cette égalité entre les longueurs maxima des crânes de Chalán et de Buenos-Aires permet une comparaison directe entre nos mesures et celles effectuées par R. Méndez-Alzola [1941] sur *Sm. bonaerensis*,

sans qu'il soit besoin de calculer des indices. Pour profiter du même avantage, nous considérons également un crâne de *Sm. californicus* de même longueur totale, mesuré par J. C. Merriam et Ch. Stock [1932, tabl. 3, p. 40]. Les dimensions comparées apparaissent dans le tableau X.

En ce qui concerne les dimensions longitudinales, on observe que *Sm. bonaerensis* se caractérise par une longueur prosthion-basion nettement plus forte (pour une même longueur prosthion-inion). Mais, si l'on en croit les figures de R. Mendéz-Alzola, il semble que le chiffre donné par lui corresponde plutôt à la longueur basale, du prosthion au bord postérieur des condyles; s'il en était ainsi, la différence constatée serait beaucoup moins significative. L'espèce argentine se singularise également par un allongement relatif de la partie postérieure du crâne qui est confirmé par les figures.

Les dimensions transversales sont assez concordantes entre l'espèce équatorienne et celle de Californie. Par contre, *Sm. bonaerensis* se singularise par un diamètre bizygomatique un peu plus fort, un museau plus large, une largeur interorbitaire plus faible, une largeur postorbitaire plus forte, une largeur bimastoïde beaucoup plus faible, des condyles plus écartés, un palais plus large. Mais, dans cette série de comparaisons, on notera que, d'après les figures de l'auteur uruguayen, les chiffres de la largeur interorbitaire et de la largeur postorbitaire semblent avoir été intervertis; il est d'ailleurs de règle chez les divers *Smilodon* connus que la première dimension surpasse toujours la seconde.

En ce qui concerne les hauteurs, on voit que le crâne équatorien, comparé à celui de l'Argentine, est plus haut dans la région frontonasale et plus bas dans la partie supraoccipitale. Ceci est en accord avec un profil cranien moins rectiligne, bombé dans la région nasale et dans la région pariétale et moins élevé en arrière.

De tout ceci il résulte que la forme équatorienne, par son profil cranien, s'éloigne de *Sm. bonaerensis* mais concorde assez bien avec les autres espèces de *Smilodon*. Elle se singularise par sa constriction postorbitaire moins accentuée que chez *Sm. californicus* et que chez *Sm. bonaerensis* (d'après les figures). Mais surtout sa région basale postérieure est remarquablement large et assez courte.

Il est regrettable qu'une comparaison précise ne puisse être faite, faute d'études cranio métriques correspondantes, avec les espèces *Sm. neogaeus*, *Sm. ensenadensis* et *Sm. crucians*. Le matériel du Muséum de Paris ne permet pas de combler cette lacune, car le crâne du Brésil et plus encore celui de Tarija sont trop incomplets et trop déformés pour que puissent être prises des mesures satisfaisantes.

Aucune mandibule de *Smilodon* n'a encore été trouvée dans le Puninien. Mais deux pièces du Carolinien de la Côte semblent appartenir à la même espèce (fig. 40 et

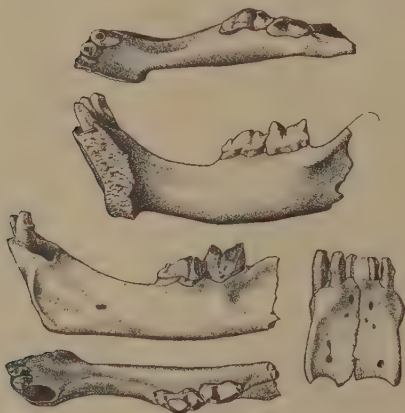


FIG. 40. — *Smilodon* sp. EPN, V. 1183. Mandibule incomplète. $\times 1/4$. La Carolina (Guayas), coll. Spillmann.

Pl. VI, fig. 7, 8). Il s'agit d'abord d'une mandibule avec ses deux branches (V. 1183), brisées en arrière des molaires, et qui ne portent que deux dents sectoriales ($P_4 M_1$) comme chez les *Smilodon* les plus spécialisés. Une autre branche mandibulaire du même gisement (V. 1184), et presque de même taille, montre, en avant de M_1 , une P_4 à usure irrégulière qui a perdu presque toute sa partie postérieure et, plus en avant, un alvéole qui correspond à une P_3 uniradiculée; cette dernière pièce a conservé son apophyse coronoïde, mais a perdu également le condyle et la partie angulaire.

Les dimensions sont les suivantes :

	V. 1183	V. 1184
Longueur de la série $C_1 M_1$	131	128
Longueur du diastème entre C_1 et P_3		50,5
Longueur du diastème entre C_1 et P_4	59,5	(57,2)
Longueur de la série $P_4 M_1$	54,5	50
Hauteur de la symphyse.	68	65
Hauteur minima entre C_1 et P_4	32,4	32,3
Épaisseur minima entre C_1 et P_4	17,7	16,3
Hauteur sous l'extrémité postérieure de M_1	40,5	39
Épaisseur sous M_4	20,8	19,5
Largeur entre les parois ext. des alvéoles des canines.	56	
Plus grande largeur à travers les bourrelets latéraux antérieurs.	57	

Cette mandibule, comparée à celle de *Sm. bonaerensis*, se montre plus basse. Le menton est moins carré, plus fuyant. Mais l'étude de Merriam et Stock [1932], effectuée sur *Sm. californicus*, nous montre que ces divers caractères sont très variables à l'intérieur d'une même espèce : la comparaison des fig. 9 et 10, pl. IV de l'ouvrage cité, est particulièrement significative à cet égard.

La *dentition* est pratiquement connue par tous ses éléments définitifs et par une dent de lait inférieure.

Les incisives supérieures, observées sur des pièces caroliniennes (Pl. VI, fig. 2 et 5), présentent une morphologie classique. Mais elles sont plus serrées que chez le type de *Sm. bonaerensis*. Les largeurs de la couronne de ces dents sont les suivantes : I^1 : 6,5 ; I^2 : 8 et 8,5 ; I^3 : 12 et 12,3.

La canine supérieure est surtout connue par une belle pièce entière qui provient de El Corralito, près de La Carolina (V. 1182, Pl. VI, fig. 6). Sa longueur totale de la pointe de la couronne à l'extrémité de la racine, atteint 241 mm. La racine mesure comme diamètres maxima, 42 d'avant en arrière et 21 transversalement. Les mêmes dimensions se réduisent à 40 et 19,5 à la base de la couronne. Elles concordent d'une façon satisfaisante avec les pièces de Punín. En effet, la canine gauche du crâne V. 1507, brisée à sa sortie de l'alvéole, mesure 43×21 à ce niveau. Le crâne étudié par W. Branco, bien que plus petit, portait un croc pratiquement égal : 43×20 (dimensions interverties dans le tableau de W. Branco, p. 144). Ces divers chiffres concordent bien avec ceux que l'on connaît de *Sm. ensenadensis* ($42 \times 19,3$) et aussi avec ceux du *Smilodon* de Tarija ($42,7$ et 38 de dimension antéro-postérieure)¹. Ils correspondent aux valeurs moyennes trouvées par Merriam et Stock chez *Sm. californicus*. Ils sont inférieurs à ceux donnés par R. Méndez-Alzola pour *Sm. bonaerensis* (45 à $48,6 \times 21,3$ à $22,8$). Une mesure effectuée par M. Boule [1920, p. 237] sur l'exemplaire de *Sm. neogaeus* du Brésil (49×25) est également nettement plus forte.

En ce qui concerne sa morphologie, la canine de la Carolina est très semblable à celle des *Smilodon* spécialisés. Le bord postérieur de la couronne est nettement crénelé. Le bord antérieur l'est aussi, mais d'une façon moins accusée, surtout sensible près de l'extrémité. On retrouve le même caractère plus ou moins marqué chez *Sm. californicus*, *Sm. bonaerensis* et *Sm. crucians* ; par contre *Sm. ensenadensis* et *Sm. neogaeus* n'ont pas de crénelure sur le bord antérieur.

Le diastème entre C^1 et P^3 atteint 19,5 dans le crâne de Punín. Il est très légèrement supérieur aux chiffres trouvés par R. Méndez-Alzola chez *Sm. bonaerensis*. Mais on sait que les variations individuelles sont importantes, puisque J. C. Merriam et Ch. Stock donnent 7,8 à 23,6 comme marge observée chez *Sm. californicus*.

La série des deux prémolaires supérieures ($P^3 P^4$) occupe une longueur alvéolaire de 58 dans le crâne de Punín, de 56,5 dans un exemplaire de La Carolina. On notera la concordance parfaite entre ces chiffres.

P^3 présente une morphologie très comparable à celle des autres espèces de *Smilodon*. Ses dimensions, $18,2 \times 10$, sont un peu supérieures à celles de la même dent chez *Sm. bonaerensis* (16 à $17 \times 8,4$ à $9,1$ d'après R. Méndez-Alzola), et inférieures à celles de *Sm. neogaeus* ($19,5 \times 10,7$ sur le crâne du Muséum de Paris).

1. W. Branco [1883, p. 144] donne pour un crâne de Tarija, du Muséum de Paris, des chiffres exceptionnellement forts : 54×25 . Il y a certainement une erreur. Ces chiffres ne peuvent s'appliquer qu'à la racine de la canine supérieure du crâne du Brésil figuré par Blainville.

Elles sont plus comparables à celles de *Sm. crucians* ($17,4 \times 9,3$ sur le crâne du Muséum de Paris). Elles restent dans la marge observée chez *Sm. californicus* (15 à $19 \times 8,4$ à $10,6$ d'après Merriam et Stock).

La carnassière supérieure P^4 est également classique. Sa longueur maxima atteint $41,7$ dans le crâne V. 1507 de Punin; deux dents homologues de La Carolina (Pl. VI, fig. 3 et 4) mesurent 40 pour la même dimension. Les chiffres de R. Méndez-Alzola donnent $42,6$, $44,4$ et 30 (erreur?) pour *bonaerensis*; ceux de Merriam et Stock $33,4$ à 46 comme marge pour *Sm. californicus*. Un exemplaire de l'Ensénadien d'Argentine (n° 997 Musée de Buenos-Aires), probablement *Sm. ensenadensis*, atteint seulement $35,5$ d'après R. Méndez-Alzola. Les pièces observées à Paris donnent 41 pour celle de Tarija et $42,4$ pour celle du Brésil.

Les incisives inférieures sont plutôt étroites et très serrées. I_1 , qui n'est connue que par ses alvéoles, paraît très comprimée. I_2 mesure 6 mm de large et I_3 , $8,5$ dans la mandibule de La Carolina.

La canine inférieure est faible, comme il est classique dans le genre *Smilodon*. Sa couronne mesure à la base 16×11 chez un exemplaire de La Carolina.

Les dents molariformes inférieures sont généralement réduites à deux, P_4 et M_1 ; cependant j'ai déjà signalé que la branche mandibulaire V. 1184 porte au contact de P_4 un petit alvéole simple qui correspond à une P_3 uniradiculée (Pl. VI, fig. 7). Il est donc probable que, comme *Sm. californicus*, *Sm. neogaeus* et *Sm. crucians* l'espèce équatorienne présentait cette dent à titre individuel, la majorité des individus en étant dépourvus.

Il y a là un caractère qui la différencierait de *Sm. ensenadensis* si celle-ci, comme le pense L. J. Kraglievich, présentait constamment P_3 à sa mandibule.

La série P_4 - M_1 atteint 50 à 55 contre $48,3$ à $60,9$ chez *Sm. californicus*.

P_4 est plutôt forte. Sa longueur maxima est voisine de 30 chez deux exemplaires de la côte équatorienne; la longueur mesurée au cingulum se situe entre 27 et 28 ; la largeur maxima est égale à $12,6$ - $12,7$. Ces chiffres se situent parmi les plus forts observés chez *Sm. californicus* ($22,5$ à $27,7 \times 10,5$ à $12,9$) et même chez *Sm. bonaerensis* (27 à $29,4 \times 11,4$ à $12,5$) et *Sm. neogaeus* (26 à $28,6 \times 12,5$ à 13). Ils dépassent ceux qui ont été donnés pour *Sm. ensenadensis* ($25,2$ à $26 \times 11,1$ à $11,4$) et pour les exemplaires de Tarija ($25,3$ à $25,7 \times 10,2$ à $10,6$).

La carnassière inférieure M_1 , observée sur trois exemplaires de la côte, mesure 27 à $28,4$ de long sur $12,6$ à $13,4$ de large. Il s'agit donc d'une dent plutôt petite, car la pièce homologue atteint 25 à $32,1 \times 12,4$ à $17,6$ chez *Sm. californicus*; $28,8$ à $29,1 \times 13,5$ à $13,6$ chez *Sm. neogaeus*; $27,3$ à $29,5 \times 13,1$ à $14,2$ chez *Sm. bonaerensis*; 25 à $29,5 \times 14,6$ à 15 chez les *Smilodon* de l'Ensénadien d'Argentine. Le matériel de Tarija accuse des dimensions généralement faibles: le type de *Sm. crucians* répond à $25 \times 12,3$ à $13,1$; la longueur de la dent atteint $26,6$ chez l'exemplaire étudié par M. Boule. En ce qui concerne la morphologie de détail, je n'ai pas observé, dans le matériel équatorien, le petit tubercule basal antérieur que Bovard, de même que Merriam et Stock, trouvent presque constamment chez *Sm. californicus*, que L. J. Kraglievich [1947, p. 4] signale comme occasionnel chez *Sm. ensenadensis*, qu'enfin je retrouve bien marqué chez *Sm. crucians* et plus ou moins indiqué chez *Sm. neogaeus*.

De la dentition de lait je ne connais qu'une Dp_4 encore logée dans un fragment de mandibule; la pièce (V. 1191, Pl. V, fig. 8) provient de la Carolina. Les dimensions de sa couronne, $16,5 \times 6,5$ correspondent aux valeurs les plus faibles observées chez *Sm.*

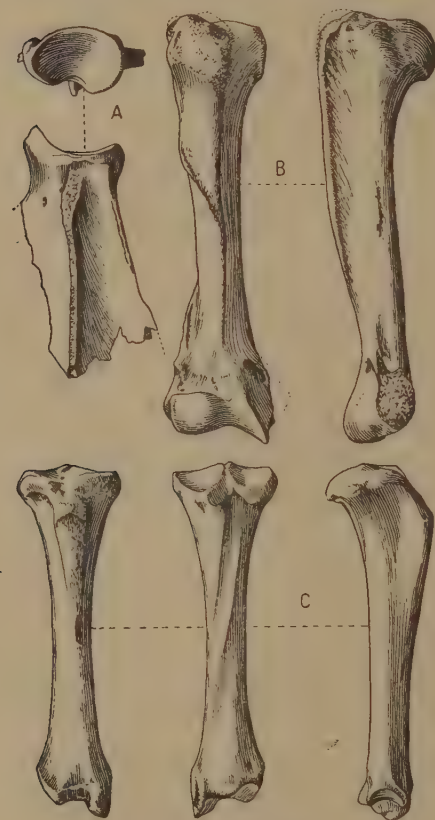


FIG. 41. — *Smilodon* sp.

A : EPN, V. 2990, omoplate droite; B : V. 1188, humérus droit; C : V. 1894, tibia droit. $\times 1/5$. Chalán, Punin (Chimborazo), coll. C. Reyes.

californicus ($16,3$ à $19,4 \times 6,5$ à $8,9$ d'après Merriam et Stock).

Les quelques éléments connus du squelette des membres soulèvent peu d'observations. J'en donnerai quelques dimensions essentielles.

Un fragment d'*omoplate* (fig. 41 A), trouvé à Chalán (Punín), mesure 76 de largeur mesurée sur l'apophyse coracoïde et 65 au niveau du col ; la cavité glénoïde répond à 64×49 comme diamètres perpendiculaires. Ces dimensions se placent dans les valeurs moyennes de *Sm. californicus* ; elles sont inférieures à celles du type de *Sm. bonaerensis*. Une pièce de la côte, également incomplète, a une taille très voisine : 76,5 de largeur sur l'apophyse coracoïde, 62 environ au niveau du col, 66×42 pour la cavité glénoïde.

Le seul *humérus* connu (fig. 41 B) provient de La Carolina. Il est bien conservé, sauf le trochiter et l'épitrôchlée, ce qui rend difficile une mensuration détaillée. Sa longueur, mesurée de la tête articulaire au bord de la trochlée, est égale à 317, chiffre assez faible comparé à ceux des autres espèces de *Smilodon*. Morphologiquement, on observe que la crête deltoïde se prolonge assez bas. La gorge de la trochlée est plus obtuse que chez *Sm. californicus*. Il existe une perforation entépicondylienne.

Un fragment proximal de *radius*, trouvé à Punín, donne $43 \times 32,7$ comme diamètres perpendiculaires de la tête de l'os. Ces chiffres correspondent aux valeurs les plus basses trouvées chez *Sm. californicus* ($41,3$ à $55,5 \times 32,2$ à 44) et restent très en deçà des dimensions correspondantes de *Sm. bonaerensis*.

Un *scapholunaire* (V. 1189), de La Carolina, mérite une mention spéciale. L'élément est plutôt petit : 49 mm de largeur mesurée perpendiculairement au bord externe, 43,5 d'épaisseur dorso-palmaire et 29,5 de hauteur proximo-distale. Il est bien distinct de celui de *Sm. californicus* car son processus postéro-interne (qui porte une facette pour le sésamoïde) est moins étiré vers l'intérieur, plus saillant en arrière, et rappelle ainsi la disposition des Félinés. On pourrait même croire qu'il s'agit d'un grand Jaguar, mais aucun reste de La Carolina ne viendrait confirmer cette hypothèse ; et d'ailleurs la face antérieure (dorsale) comparée aux figures 73 D et 73 C de Merriam et Stock, rappelle plutôt la disposition de *Smilodon*. Il y a sans doute là un caractère important pour la distinction spécifique entre les formes californienne et équatorienne.

Le *magnum* est pratiquement identique à celui de *Sm. californicus* figuré par Merriam et Stock. Un exemplaire de Punín (V. 1899) mesure 39 de dimension dorso-palmaire et 23,5 d'extension proximo-distale.

Les éléments III, IV et V du *métacarpe* sont connus par des exemplaires du gisement côtier. Leurs longueurs respectives sont les suivantes, comparées à celles d'autres espèces de *Smilodon* :

	La Carolina R. Hoffstetter	Tarija M. Boule	<i>Sm. bonaerensis</i> R. Méndez-Alzola	<i>Sm. californicus</i> Merriam et Stock
Métacarpien III.	94,3	95	97,6	83 à 109,6
Métacarpien IV.	89,6	88	93,4	79,4 à 107,4
Métacarpien V.	78		75	61,6 à 86,6

On remarquera d'abord la parfaite concordance entre les dimensions des pièces équatoriennes et de celles de Tarija mentionnées par M. Boule. Ces divers échantillons se situent dans les valeurs moyennes de *Sm. californicus* ; mais dans l'ensemble, comparés aux figures de Merriam et Stock, ils paraissent moins trapus. On notera enfin que les métacarpiens III et IV de La Carolina et de Tarija sont plus petits que ceux de *Sm. bonaerensis* mais, par contre, le 5^e est un peu plus long. Il est probable que cette différence est significative, car les métacarpiens IV et V de La Carolina proviennent d'un même individu, comme aussi ceux du type de *Sm. bonaerensis* ; or, le rapport entre les pièces des doigts IV et V atteint 87 % chez le fossile équatorien et seulement 80,3 % chez celui du Pampéen supérieur de l'Argentine. On peut donc en conclure, comme

il apparaît d'ailleurs à première vue, que l'animal équatorien avait un 5^e doigt relativement plus long.

Diverses *phalanges* sont connues, mais n'ont pas été classées. Seule la première phalange du premier doigt antérieur est très reconnaissable. Deux pièces de La Carolina mesurent respectivement 39 et 36 de longueur, 24,8 et 23,7 de largeur proximale, 24,2 et 23 de largeur maxima avant l'extrémité distale.

Une *rotule* a été récoltée à Punín et une autre à La Carolina. Leurs dimensions sont les suivantes :

	Punín	La Carolina
Longueur.....	49,3	54
Largeur.....	38,4	38,6
Épaisseur au milieu de la face articulaire.....	24,5	23,5

La légère différence d'élongation n'est évidemment pas significative. Ces pièces sont plus petites que celles de *Sm. bonaerensis* et sont comparables aux exemplaires moyens de *Sm. californicus*.

Un *tibia* complet (fig. 41 C) et deux pièces détériorées proviennent de la région de Punín. Toutes trois sont comparables entre elles. Les dimensions de l'os entier sont les suivantes :

longueur totale.....	263	largeur minima.....	27
largeur proximale.....	79	largeur distale.....	54

Il s'agit encore d'une pièce de petite taille, mais qui reste dans les limites de variation de *Sm. californicus*. Si l'on en croit les déterminations de L. J. Kraglievich [1948, p. 41], il est même plus court que celui de *Sm. ensenadensis*, et ne dépasse que de peu celui de *Smilodontidion Riggii*. Par contre un *tibia* de *Sm. neogaeus* (MPP, coll. Seguin) est légèrement plus court mais beaucoup plus massif. Mais une fois encore il serait nécessaire de connaître les marges de variation de chaque espèce. La morphologie de l'os est classique, mais ici la malléole interne est fortement saillante vers le bas ; la cannelure oblique de la face postérieure est particulièrement large, plus que chez *Sm. californicus*.

Une *fibula* de la collection Spillmann paraît provenir de La Carolina. La morphologie de la pièce concorde avec le genre *Smilodon* et ses dimensions s'accordent avec celles du *tibia* précédent :

longueur.....	231	largeur de la diaphyse.....	13,6
épaisseur antéro-postérieure proximale....	32,7	épaisseur antéro-postérieure distale.....	22
largeur transversale proximale.....	15,6	largeur transversale distale.....	25,7
épaisseur de la diaphyse.....	8,3		

Il s'agit d'une pièce particulièrement grêle, nettement plus faible que chez *Sm. bonaerensis*, et qui s'accorde avec les plus petits individus de *Sm. californicus*.

Le seul élément connu du tarse est un *cuboïde* provenant de Punín. Il est très semblable à celui de *Sm. californicus*, mais sa taille est faible :

Hauteur proximo-distale : 26,5 ; largeur transversale : 25,3 ; épaisseur dorso-plantaire : 30.

Un *métatarsien III* a été trouvé à Punín. Il présente des rugosités anormales de caractère individuel. Sa longueur totale est de 96,3 c'est-à-dire peu inférieure à celle accusée par le type de *Sm. bonaerensis* (98,4), tandis qu'une pièce homologue de *Sm. neogaeus* (MPP, coll. Seguin) n'atteint que 88,3.

Je n'ai pas séparé, dans les quelques *phalanges* connues, celles qui correspondent à la patte postérieure.

En résumé, un *Smilodon* a vécu au Pléistocène supérieur à la fois dans les Andes et sur la côte équatorienne. Il est trop incomplètement connu pour qu'on puisse définir ses limites de variations ; mais il semble que l'espèce était de taille moyenne ou faible, surtout par ses membres. Son crâne, à profil supérieur non rectiligne, à région mastoïde large, est comparable à celui des exemplaires moyens de *Sm. californicus* et diffère de celui de *Sm. bonaerensis*. La présence éventuelle d'une P_3 le rapproche de *Sm. californicus*, *Sm. neogaeus* et de *Sm. crucians*. Il semble caractérisé par ses membres plutôt grêles, par la morphologie féline de son scapholunaire et par ses métacarpiens relativement longs, surtout celui du 5^e doigt. Mais ces caractères ne sont pas contrôlables chez l'espèce de Tarija. Il est également impossible de faire une comparaison sérieuse avec *Sm. neogaeus* et avec *Sm. ensenadensis*, dont il semble différer surtout par sa canine légèrement crénelée sur son bord antérieur. De sorte qu'une identification spécifique serait bien aventureuse dans les conditions actuelles.

MASTODONTES

La bibliographie concernant les Mastodontes est considérable. Heureusement, le monumental travail de H. F. Osborn [1936], s'il pêche par un évident défaut de synthèse, a au moins le mérite d'avoir réuni une énorme documentation, pratiquement complète jusqu'à la date de la publication.

En ce qui concerne plus spécialement les Mastodontes sud-américains, on peut relever en particulier les travaux de G. Cuvier [1806, 1824], H. M. D. de Blainville [1839-1864], P. W. Lund [1841-1846], A. d'Orbigny [1842], C. Laurillard [1846], P. Gervais [1855], E. D. Cope [1884, 1889], H. Burmeister [1888, 1889], F. Ameghino [1888-91], R. A. Philippi [1893], E. Nordenskiöld [1903], J. F. Pompeckj [1905], H. Winge [1906], R. S. Lull [1908], E. Carette [1918], M. Boule et A. Thévenin [1920], H. F. Osborn [1923, 1926], A. Cabrera [1929 b], F. Spillmann [1929, 1931], P. Revilliod [1931], H. F. Osborn [1936], E. H. Colbert [1942], G. G. Simpson [1945], R. Hoffstetter [1950 b]. Ces diverses informations apportent de nombreux éléments pour reconstruire la brève histoire du groupe en Amérique du Sud. Mais la synthèse est encore difficile, car d'immenses aires restent à explorer et chaque nouvelle trouvaille peut amener à modifier des conclusions antérieurement considérées comme sûres. Nous verrons par exemple que, depuis la date récente où j'ai publié un petit travail sur les faunes équatoriennes, quelques nouvelles observations m'obligent à reconsidérer la compréhension d'une section que j'avais proposée.

En fait, nos connaissances sur les Mastodontes sud-américains commencent à se clarifier. Mais la difficulté qui demeure concerne d'abord des questions de nomenclature. C'est qu'en effet dans ce groupe, on assiste à l'exagération d'un défaut fréquent en Paléontologie, et qui consiste à créer des espèces — forcément mal définies — sur des restes très fragmentaires : il s'agit souvent de dents isolées qui peuvent correspondre à différentes positions dans la dentition et présenter un degré d'usure plus ou moins avancé. De plus il est absolument exceptionnel de disposer d'un matériel appartenant certainement à une même espèce, et suffisant pour déterminer les variations individuelles et les différences dues à l'âge ou au sexe. Dans ces conditions, il est extrêmement difficile d'établir avec certitude les synonymies pour arriver à une nomenclature définitive. Le problème est particulièrement délicat lorsqu'il s'agit d'interpréter les espèces créées par les anciens auteurs. Il est cependant fondamental, car les répercussions peuvent être considérables sur toute la nomenclature des Mastodontes décrits postérieurement. C'est pourquoi je m'arrêterai d'abord sur les premiers restes de Mastodontes sud-américains qui aient été décrits et dont on a fait des types spécifiques et même génériques.

LES TYPES DE CUVIER ET LEUR INTERPRÉTATION

G. Cuvier [1806] a été le premier à figurer et à nommer des dents de Mastodontes sud-américains, récoltées par Dombey au Pérou et par Humboldt en Colombie, Équateur, Bolivie et Chili. Il a cru pouvoir y distinguer trois espèces :

a) Le « Mastodonte à dents étroites », fondé sur des restes de Simorre (Miocène de France), auquel Cuvier attribuait également les pièces récoltées en Colombie et au Pérou.

b) Le « Mastodonte des Cordillères » fondé sur une dent récoltée par Humboldt « près du volcan d'Imbaburra, au royaume de Quito, à 1.200 toises de hauteur ». Cuvier rapportait à la même espèce une autre dent récoltée par Humboldt dans la Cordillère de Chiquitos (Bolivie) et le dessin d'une autre molaire, également de la région de Chiquitos, propriété de don Alonso de Barcelona.

c) Le « Mastodonte humboldien », créé sur une dent provenant de « La Conception du Chili, par les 37° de latitude sud ».

Il n'y a pas lieu de s'arrêter sur la première catégorie, car il est évident que l'attribution de dents pléistocènes sud-américaines à une espèce miocène française n'est pas soutenable. Mais il en va autrement pour les deux autres espèces. Leur nomenclature originelle n'est pas recevable, puisqu'elle n'a pas reçu la forme requise. Mais, sur les mêmes types, ont été créés postérieurement des noms spécifiques parfaitement valables, et ces espèces à leur tour ont été désignées comme génotypes. Il est donc de la plus haute importance d'interpréter correctement ces restes pour donner aux espèces et genres fondés sur eux une définition indiscutable.

Le Mastodonte des Cordillères a reçu successivement les noms spécifiques suivants :

Mastotherium hyodon FISCHER 1814.

Mastodon rhomboides RAFINESQUE 1814.

Mastodon cordillerarum DESMAREST 1822.

Mastodon Andium CUVIER 1824.

Mastodon Andii LAURILLARD in d'Orbigny 1842.

Mastodon andicus BLAINVILLE 1845.

Mastodon Antium BURMEISTER 1867.

Mastodon cordillerum LYDEKKER 1886.

Dans un louable esprit de justice pour le véritable créateur de l'espèce, les auteurs ont conservé pendant plus d'un siècle le nom de *Andium* proposé par G. Cuvier, bien qu'il ne représente que la quatrième désignation latine attribuée au même matériel. On retrouve encore ce nom jusqu'en 1936 dans le travail de H. F. Osborn et même en 1942 dans celui de E. H. Colbert. Cependant, dès 1923, O. P. Hay a fait sortir de l'oubli le nom de *hyodon* proposé en 1814 par G. Fischer von Waldheim, et il a été suivi en cela par A. Cabrera [1929 b]. De son côté, H. F. Osborn [1936] a noté l'existence d'un autre nom, *rhomboides*, créé par C. S. Rafinesque également en 1814, mais, contrairement aux règles de la nomenclature, l'auteur américain a placé les deux dernières appellations dans la synonymie de *andium* CUVIER 1824. Je ne suis pas en mesure de décider, entre les deux noms de 1814, lequel a la priorité. Je suivrai donc O. P. Hay et A. Cabrera en adoptant *hyodon* pour désigner le Mastodonte des Cordillères de G. Cuvier.

Le Mastodonte humboldien, de son côté, a reçu les appellations spécifiques suivantes :

Mastotherium Humboldtii FISCHER 1814.

Mastodon humboldtianus RAFINESQUE 1814.

Mastodon Humboldtii CUVIER in Desmarest 1818.

Mastodon Humboldtii CUVIER 1824.

Il doit donc recevoir le nom de *Humboldtii* FISCHER 1814, ou mieux *Humboldtii* CUVIER in FISCHER 1814, car il est évident que le nom et la diagnose ne sont qu'une traduction latine littérale de ceux proposés par G. Cuvier [1806], et c'est sans doute pour cette raison que G. Fischer n'a pas cru devoir placer en synonymie le nom français comme il l'avait fait pour le Mastodonte des Cordillères. Il faut remarquer que le dernier auteur a attribué par erreur à cette espèce la provenance de la précédente. Il est bien évident, d'autre part, que le nom de *Humboldtii*, qui s'applique légitimement à la dent chilienne observée par G. Cuvier, peut tomber en synonymie si cette pièce appartient en réalité à une espèce décrite antérieurement sur un autre matériel.

Au sujet de l'interprétation de ces deux espèces, les auteurs ont démontré deux tendances opposées.

Les uns les ont considérées comme parfaitement distinctes. G. Cuvier les séparait essentiellement par leur taille, sans tenir compte du fait que les deux dents types ne sont pas homologues en ce qui concerne leur rang dans la dentition. En 1846, Ch. Laurillard a prétendu les distinguer

par leurs figures d'usure différentes : en simples trèfles chez le *Mastodonte* des Cordillères, en doubles trèfles chez le *Mastodonte* humboldien. Sur cette base, il a attribué au premier la plupart des dents récoltées dans la région andine (Équateur, Pérou, Bolivie) et au second la pièce type du Chili, une de celles de Bolivie et, en outre, une molaire rapportée de Buenos-Aires par l'amiral Dupotet. Cette façon de voir a été adoptée par la grande majorité des auteurs.

D'une façon générale, on a admis que le *Mastodonte* des Cordillères était très voisin et vraisemblablement co-spécifique du *Mastodonte* de Tarija (Bolivie), bien connu par les monographies que lui ont consacrées en particulier E. Nordenskiöld et M. Boule. Au contraire, le *Mastodonte* humboldien appartiendrait au groupe des *Mastodontes* de la pampa argentine. Le riche matériel de ces deux gisements, la Bolivie et l'Argentine, a permis de mettre en évidence d'importantes différences dans leurs fossiles respectifs, différences portant en particulier sur la forme du crâne, les défenses, les figures d'usure des molaires, etc... On trouvera cette opinion particulièrement bien exposée dans le classique ouvrage de M. Boule sur les Mammifères fossiles de Tarija [1920] ; l'auteur y souligne les principales différences, mais il conserve au genre *Mastodon* une extension très ample de sorte que, pour lui, les caractères distinctifs séparent deux groupes d'espèces, celui de *M. Andium* et celui de *M. Humboldti*. Les mêmes bases sont adoptées également par H. F. Osborn, qui crée deux genres pour recevoir les groupes ainsi séparés : le genre *Cuvieronius* OSBORN 1923 a pour type le *Mastodonte* humboldien ; *Cordillerion* OSBORN 1926 est fondé sur le *Mastodonte* des Cordillères.

Remarquons dès à présent que les caractères génériques qui accompagnent ces créations sont établis, non pas sur des topotypes équatoriens ou chiliens comme il aurait été désirable, mais sur les formes supposées affines de Bolivie et d'Argentine respectivement. Il en résulte que les diagnoses génériques de H. F. Osborn ne sont valables qu'autant que les interprétations des génotypes sont correctes. Dans le cas contraire les noms génériques doivent suivre le sort des espèces sur lesquelles ils ont été fondés.

La seconde tendance consiste à considérer comme synonymes les différentes espèces séparées par G. Cuvier. On trouve déjà une suggestion dans ce sens dans les écrits de H. D. de Blainville [1845, p. 249 et suivantes] et de H. Falconer [1868, I, p. 58, 65, 99]. De son côté C. Oliver [1926, p. 150] est conduit à la conclusion que tous les restes récoltés au Chili appartiennent à une seule espèce, qui n'est autre que le *Mastodon Andium* des auteurs. Mais c'est surtout A. Cabrera [1929 b] qui soutient la synonymie de toutes les formes créées par G. Cuvier, lesquelles correspondraient à l'espèce classique de Tarija ; l'auteur en conclut que l'espèce *Humboldti* doit disparaître devant *hyodon* et le genre *Cordillerion* devant *Cuvieronius*.

Cette opinion n'a pas été suivie par H. F. Osborn qui, dans sa revision de 1936, reste sur ses positions antérieures. Au contraire, G. G. Simpson [1945, p. 133 et 248] donne raison à A. Cabrera.

J'ai personnellement repris la discussion [1950 b], qui comprend en réalité deux points : les synonymies respectives du *Mastodonte* des Cordillères et du *Mastodonte* humboldien avec l'espèce classique de Tarija.

Le type de *M. Humboldti*, et par conséquent le matériel original du génotype de *Cuvieronius* OSBORN 1923, n'a été discuté jusqu'à présent que sur les figures qu'en a données G. Cuvier. En effet, la pièce originale n'a pas été localisée par H. F. Osborn lors de sa visite à Paris en 1921. Tout récemment, j'ai eu la bonne fortune de la rencontrer dans les collections du Muséum sous le n° AC. 1743. Il semble que depuis longtemps le fossile avait perdu son état-civil précis, car la seule indication qu'il porte est : « *Mastodon Humboldti* Cuv., molaire, Amérique du Sud ». Mais il correspond bien à la figure de G. Cuvier [1806, pl. II, fig. 5], compte tenu de quelques approxi-

mations imputables au dessinateur et du fait que la figure a été inversée (comme l'a été aussi celle du Mastodonte des Cordillères). La pièce, qui est figurée ici d'après l'original (Pl. VII, fig. 1), mesure 86 de longueur et 66 de largeur à la base de la couronne. Il s'agit d'une dent dont l'usure est avancée et qui ne donne pas une idée précise de la morphologie primitive. Il est même impossible de savoir avec certitude si elle appartient à un type à simples ou à doubles trèfles, car on sait que même dans le premier cas — chez le Mastodonte de Tarija par exemple — les pièces très usées montrent des doubles trèfles rudimentaires ; et cette observation vaut en particulier pour les dents de lait supérieures. Les auteurs ne concordent pas même en ce qui concerne la position de la dent dans la dentition : H. Falconer [1868, I, p. 101] la considère comme une 3^e molaire caduque ; A. Cabrera [1929 b, p. 81] adopte la même interprétation et la désigne comme *dm*³ ; par contre H. F. Osborn [1936], à la suite de Blainville [1839-1864, p. 249], en fait une molaire inférieure de la seconde dentition (*M*₁ ou *M*₂). L'examen de la pièce originale me conduit à l'interpréter comme une *Dp*⁴ gauche (qui paraît droite sur la figure inversée de G. Cuvier). De toute façon on ne peut espérer, à partir d'un exemplaire si discutable, obtenir une idée exacte des caractères de l'espèce correspondante, ni distinguer, entre les divers Mastodontes sud-américains, ceux qui sont co-spécifiques ou co-génériques avec la pièce considérée. Une seule ressource demeure, qui consiste à obtenir un supplément d'informations à partir de topotypes.

Malheureusement, même la provenance de la pièce a été mise en doute par Cl. Gay [1847, p. 138] et par J. Wyman (1855, p. 275) qui soulignèrent que jamais Humboldt n'est allé à La Concepción du Chili. Il n'est pas exclu qu'il s'agisse en réalité de La Concepción (Équateur). Mais, étant donné que G. Cuvier a précisé que l'origine est « La Conception du Chili, par les 37° de latitude sud », et que A. von Humboldt n'a pas rectifié, il est probable que l'indication est exacte et que la dent a pu être donnée à l'explorateur durant son voyage en Amérique du Sud.

Nous suivrons donc cette opinion qui paraît légitime, et nous admettrons que le type du Mastodonte humboldien provient réellement du Chili. Outre cette pièce, ce dernier pays a fourni postérieurement divers restes de Mastodontes dont certains sont pratiquement des topotypes. Il s'agit d'abord d'une mandibule en mauvais état, d'une défense et de quelques côtes trouvées à Chillán (non loin de Concepción) par F. Philippi en 1877. Une tête osseuse et divers éléments du squelette d'un même individu ont été récoltés à Tierras Blancas, près de La Ligua (32° 30' lat. S) par F. Albert en 1892. Enfin, une défense provient de la région de l'ancien lac desséché de Taguatagua (34° lat. S). C'est sur ce matériel que R. A. Philippi [1893 a] a fondé son *Mastodon chilensis*, en désignant comme type celui de Chillán. La plupart de ces pièces semblent avoir disparu depuis longtemps. Celle de Chillán ne figure déjà plus dans le catalogue confectionné en 1897 sous la direction de R. A. Philippi. Mais j'ai pu observer, au Musée de Santiago, le squelette incomplet de Tierras Blancas, qui est désigné comme matériel original de *M. chilensis* dans le même catalogue, et qui peut donc être admis comme paratype de l'espèce. Il ne fait aucun doute qu'il appartient au même genre que le Mastodonte de Tarija étudié par M. Boule [1920]. Ces bases sont cependant un peu maigres pour affirmer que c'est la seule espèce qui ait vécu au Chili. Il serait nécessaire d'effectuer des fouilles méthodiques sur ce territoire avant de risquer une généralisation qui est aujourd'hui un peu téméraire. Malgré tout, étant donné que la seule forme déterminable observée jusqu'à présent au Chili correspond à ce *M. chilensis*, il y a d'assez fortes chances pour que *M. Humboldti* appartienne à la même espèce ou tout au moins au même genre. Puisque, d'autre part, la nomenclature d'ensemble des Mastodontes sud-américains en dépend et qu'il faut prendre position, je suivrai sur ce point l'opinion de A. Cabrera, selon laquelle les Mastodontes de Bolivie et ceux du Chili sont co-génériques et entrent par conséquent dans le genre *Cuvieronius* OSBORN 1923. Il en résulte que les caractères prêtés à celui-ci par son auteur sont erronés, et il convient de leur substituer la diagnose proposée par A. Cabrera [1929 b], basée

précisément sur les fossiles boliviens, c'est-à-dire en définitive celle que H. F. Osborn attribuait à son genre *Cordillerion*.

Le second point, et peut-être le plus délicat, concerne l'identité supposée entre le Mastodonte des Cordillères, équatorien, et celui de Tarija, bolivien. La question est d'importance puisque le premier est le type de l'espèce *hyodon* et du genre *Cordillerion*. En fait, cette identité n'a pratiquement jamais été mise en doute par les auteurs classiques. Les quelques réserves faites par A. Cabrera ou par H. F. Osborn tendent tout au plus à envisager une possible différence spécifique, qui n'aurait qu'une répercussion limitée dans la nomenclature en vigueur.

Le type du Mastodonte des Cordillères de Cuvier, comme celui du Mastodonte humboldien, n'a été discuté jusqu'à présent qu'à partir des figures, la pièce n'ayant pu être localisée par H. F. Osborn au Muséum de Paris. Or, je l'ai retrouvée récemment sous le n° AC. 1738, ce qui me permet d'en donner une nouvelle figuration (Pl. VII, fig. 2). Il ne peut y avoir de doute sur son identité, car le catalogue porte, sous ce numéro, les références correspondantes et, de plus, on peut encore déchiffrer, sur la pièce elle-même, l'indication originale : « Volcan d'Imbaburu ». Les restes de gangue conservés correspondent à un tuf volcanique fin qui pourrait appartenir au 3^e Interglaciaire des Andes équatoriennes. La figure de Cuvier n'est pas absolument fidèle et de plus elle a été inversée.

La dent correspond apparemment à une M² gauche (qui paraît droite sur la figure inversée de Cuvier), comme l'admettaient la plupart des auteurs. Ses dimensions sont au moins 125 × 90; elles sont imprécises car l'émail est en partie brisé au niveau du cingulum. On y voit clairement une usure en simples trèfles et il n'y a pas de différences essentielles avec la dent homologue de l'espèce de Tarija, bien que cependant le type de Cuvier soit relativement plus large. Mais, d'autre part, le matériel original de Cuvier comprend, en plus de l'holotype équatorien, deux autres dents qui proviennent précisément de Bolivie. Il y a là de quoi appuyer une argumentation solide pour soutenir la synonymie entre les deux formes.

L'étude du matériel équatorien me conduit cependant à n'accepter cette identification qu'avec réserves. En effet, il convient de faire deux observations préalables avant de discuter la question plus en détail.

En premier lieu, les Mastodontes de l'Équateur appartiennent pratiquement tous (je ne connais qu'une seule exception, mais son origine est douteuse) au type à simples trèfles. Et pourtant ils correspondent au moins à trois espèces qui se répartissent dans deux genres bien distincts : *Cuvieronius* et *Haplomastodon*. Le premier, localisé dans la Sierra, se caractérise principalement par la morphologie de son crâne et de ses défenses ; le second, au crâne éléphantoïde, est un Ananciné, qui se singularise par son atlas privé de trous transversaires. Mais la distinction ne paraît pas possible sur la base des dents molariformes, qui sont pratiquement identiques dans les diverses formes équatoriennes. L'existence d'Anancinés sud-américains dont les molaires s'usent en simples trèfles n'était pas connue de A. Cabrera au moment où il écrivit sa monographie. Elle découle des travaux de F. Spillmann [1928 à 1931], des publications de F. H. Osborn ([1936], sous le nom de *Cuvieronius*, *part.*) et aussi de mes observations personnelles [1950 b]. J'ai d'abord classé ces animaux dans le genre *Stegomastodon*, où ils formeraient le sous-genre *Haplomastodon*. Nous verrons qu'il faut élever ce dernier au rang de genre, et qu'il est légitime d'y distinguer deux sous-genres, *Haplomastodon* et *Aleamastodon*, d'après la morphologie de l'axis. Il semble qu'en outre aient vécu au Brésil de vrais *Stegomastodon*, avec atlas et axis normaux, dont les molaires s'usaient en simples trèfles. Nous sommes donc très loin de la conception classique, selon laquelle ce dernier caractère permettrait de distinguer, parmi les formes sud-américaines, les animaux voisins du Mastodonte de Tarija.

Le second point important est que, contrairement à l'opinion exprimée par W. Reiss et admise

par W. Branco, par E. Haug et ensuite par A. Cabrera, l'âge des gisements classiques de Vertébrés fossiles en Équateur ne correspond pas au Quaternaire ancien, mais à un niveau plus récent, qu'il s'agisse de ceux de la Sierra (3^e Interglaciaire) ou de ceux du littoral (terrasse marine inférieure); de telle sorte que la position stratigraphique et la faune fossile sont l'une et l'autre très distinctes de celles de Tarija.

Personnellement ce sont surtout ces niveaux du Pléistocène supérieur que j'ai pu explorer, et dans lesquels j'ai trouvé des restes de Mastodontes assez fréquents. Mais, chaque fois que j'ai pu identifier le genre ou au moins la sous-famille, grâce à une défense, un fémur, un atlas, etc... il s'agissait toujours d'un Ananciné, plus précisément *Haplomastodon* s. s. en altitude et *Aleamastodon* dans la région côtière.

En d'autres termes, je n'ai jamais récolté personnellement un seul reste certain de *Cuvieronius*, ce qui ne signifie pas que le genre n'ait pas été représenté en Équateur. En effet, j'ai pu en observer des restes à trois reprises, provenant de la région de Cuenca (Azuay), de Punín (Chimborazo) et du cañon du Guayllabamba (Pichincha). J'en donnerai le détail plus loin, mais notons dès à présent que le niveau où ont été faites ces récoltes n'est pas connu avec certitude; il pourrait s'agir d'un horizon plus ancien que celui qui m'a fourni des fossiles, ce qui expliquerait que celui-ci ne contient pas de *Cuvieronius*. Par ailleurs W. Branco a attribué à « *M. Andium* » les quelques pièces rapportées de l'Équateur par Reiss et Stübel, mais nous verrons que cette détermination est discutable au moins en partie.

Il reste certain que, contrairement à l'opinion classique, les restes du genre *Cuvieronius* sont presque des raretés sur le territoire de l'Équateur.

Revenons maintenant au type du Mastodonte des Cordillères. Je répète qu'il concorde d'une façon satisfaisante avec les caractères connus chez les *Cuvieronius* de Bolivie. Mais, morphologiquement, il ne présente pas non plus de différence notable avec les autres Mastodontes de l'Équateur. J'ai déjà montré [Hoffstetter, 1950 b, p. 17 et 32, fig. 1] que la pièce figurée par G. Cuvier serait parfaitement compatible avec une M¹ du Mastodonte de la côte Pacifique, que je considère aujourd'hui comme un *Aleamastodon*, c'est-à-dire un Ananciné à simples trèfles. Ce rapprochement, justifié du point de vue morphologique, est cependant improbable car nous verrons que les *Aleamastodon* ne paraissent pas avoir atteint les hautes vallées andines. Mais, par contre, la même comparaison pourrait être faite avec les vrais *Haplomastodon* qui, eux, sont connus précisément dans le couloir interandin de l'Équateur.

La provenance de la pièce, mal précisée, se situe dans la province d'Imbabura. Malheureusement, en ce qui concerne les provinces nordiques de l'Équateur, je ne connais que des molaires de Mastodontes rencontrées à Pucará et à San Gabriel (Carchi), lesquelles, comme je l'ai déjà dit, ne permettent pas une identification générique certaine. On remarquera cependant que la formation sédimentaire la plus étendue dans la province d'Imbabura est la cangahua du 3^e Interglaciaire, de sorte que le Mastodonte qui a le plus de chance de s'y rencontrer est l'*Haplomastodon* connu dans ce niveau géologique. Il convient d'ailleurs de rappeler que H. F. Osborn [1936, p. 583] ne discute même pas l'attribution, faite par F. Spillmann, d'une molaire trouvée entre Urcuquí et Imantag (Imbabura), à l'espèce *Ayora*, c'est-à-dire précisément à un *Haplomastodon*. On conviendra qu'il est peu logique d'attribuer *ipso facto* à *Haplomastodon* les molaires à simples trèfles trouvées récemment dans la province d'Imbabura, et de maintenir dans le genre *Cuvieronius* le type de Cuvier qui provient de la même région. En d'autres termes, je suis persuadé que ce dernier type, s'il avait été trouvé après 1928, aurait été classé parmi les animaux que je nomme *Haplomastodon*, plutôt que dans les *Cuvieronius* au sens de A. Cabrera adopté ici.

En résumé, il n'est pas impossible que le type du Mastodonte des Cordillères soit co-générique

et même co-spécifique avec le Mastodonte de Tarija, mais il y a au moins autant de probabilité pour qu'il appartienne en réalité aux *Haplomastodon* connus dans le couloir interandin de l'Équateur. Si cette dernière hypothèse se trouvait confirmée, le nom de *Cordillerion*, fondé par H. F. Osborn en 1926 sur le reste d'Imbabura, devrait désigner les Anancinés à simples trèfles de la Sierra équatorienne, et celui de *Haplomastodon* HOFFSTETTER 1950 n'en serait qu'un synonyme. On remarquera qu'une telle interprétation reviendrait, dans la pratique, à intervertir presque mot pour mot les diagnoses que H. F. Osborn avait proposées pour ses genres *Cuvieronius* et *Cordillerion*. Un tel bouleversement dans la nomenclature me paraît inopportun. Il faudrait pourtant s'y résoudre si des preuves décisives pouvaient être avancées. Mais, comme je l'ai déjà dit, les deux solutions sont l'une et l'autre possibles, avec cependant une probabilité plus grande pour la seconde. Dans ces conditions, le critère de commodité nous impose de maintenir l'interprétation antérieurement adoptée par les auteurs, c'est-à-dire de considérer le Mastodonte des Cordillères comme co-spécifique ou tout au moins co-générique avec celui de Tarija. Dans cette hypothèse le premier au moins répondra au nom de *Cuvieronius hyodon* (FISCHER 1814).

LA CLASSIFICATION DES MASTODONTES SUD-AMÉRICAINS

En Amérique du Sud, les Proboscidiens sont des immigrants récents, venus du N, et on ne les connaît pas avant le Pléistocène. Dans l'ensemble des restes signalés jusqu'à présent, il faut mettre à part un fragment de dent d'un Éléphant nommé par H. F. Osborn *Parelephas columbi cayennensis*, qui proviendrait de Cayenne (Guyane française), mais qui n'a été confirmé par aucune trouvaille ultérieure. En dehors de ce reste, tous les Proboscidiens sud-américains sont des Mastodontes et appartiennent à la famille des *Gomphotheriidae* CABRERA 1929. Cette famille correspond aux Mastodontes *bunolophodontes* chez lesquels les cuspides des molaires peuvent former des collines successives, mais ne s'unissent pas jusqu'à constituer des crêtes transversales continues, comme on les trouve chez les *Zygalophodontes*. La famille, qui apparaît dans l'Oligocène inférieur d'Égypte, s'est étendue sur tous les continents et comprend des types très variés. Mais les Mastodontes sud-américains n'appartiennent qu'à un petit nombre de catégories, qui présentent en commun les traits suivants :

- 1) *brévirostres* : la symphyse mandibulaire est toujours courte ;
- 2) *dibélodontes* : on n'observe que deux défenses, les supérieures, tandis que les incisives inférieures ont disparu, au moins dans la dentition définitive ;
- 3) *trilophodontes* : les molaires intermédiaires (Dp3 à M2) présentent constamment 3 collines successives, quelquefois suivies d'un petit talon : notons que ce caractère ne concerne pas la première dent de lait Dp2, qui est bilophodonte, ni la dernière molaire M3 qui est tétra- ou pentalophodonte selon les cas.

Il en résulte que, des 5 sous-familles que G. G. Simpson reconnaît dans les *Gomphotheriidae*, 2 seulement sont représentées en Amérique du Sud : les *Cuvieroninae* et les *Anancinae*.

Parmi les divers fossiles de ce continent, on a distingué depuis longtemps deux ensembles classiques qui correspondent précisément à ces deux sous-familles. Il s'agit d'abord du genre *Cuvieronius*, tel que nous l'entendons ici, dont le meilleur exemple, et peut-être l'unique espèce sud-américaine, est le Mastodonte de Tarija. L'autre groupe, qui appartient aux Anancinés, est représenté par les Mastodontes de la pampa argentine qui, comme l'a montré A. Cabrera, ne peuvent être séparés du genre nord-américain *Stegomastodon*, et qui rentrent même dans le sous-genre *Stegomastodon* s. s. tel que je l'ai défini [Hoffstetter, 1950 b]. On remarquera que ces deux groupes équivalent à ceux que M. Boule a nommés *Mastodon Andium* et *M. Humboldti*,

mais en attribuant à ce dernier un sens apparemment erroné. Ce sont également les mêmes que H. F. Osborn a voulu distinguer en 1936 sous les noms génériques de *Cordillerion* et « *Cuvieronius* », mais en donnant au second un sens qui ne correspond pas au génotype désigné en 1923.

On a admis pendant longtemps que ces deux groupes, sous leurs divers noms, englobaient tous les Mastodontes sud-américains et que les autres différences observées avaient tout au plus une valeur spécifique.

En 1929, A. Cabrera a fait connaître un Mastodonte argentin qui, à côté de divers caractères qui rappellent plutôt les *Stegomastodon*, présente une bande d'émail persistante sur ses défenses. Il en a fait un genre particulier, *Notiomastodon*, auquel A. Cabrera, H. F. Osborn et R. Hoffstetter ont attribué des positions systématiques très différentes.

En 1950, j'ai séparé, dans le genre *Stegomastodon*, un sous-genre *Haplomastodon*, distingué par ses molaires plus simples et ses défenses qui conservent une bande d'émail dans les stades juvéniles. Outre le subgénotype des Andes équatoriennes, « *Mastodon* » Chimborazi PROAÑO, j'y ai inclus une série de formes tropicales et subtropicales. Or, nous verrons que *H. Chimborazi* se particularise par un atlas et un axis sans trous transversaires. C'est là un caractère par trop inusité pour qu'on puisse maintenir *Haplomastodon* parmi les *Stegomastodon*. Je propose donc de l'élever au rang de genre.

Par ailleurs, la forme littorale équatorienne, que j'avais d'abord crue identique à celle des Andes [Hoffstetter, 1950 b], présente en réalité un atlas sans *foramen transversarium*, ce qui en fait un *Haplomastodon*, mais l'axis qui l'accompagne est normal. Je propose de placer cette espèce dans un sous-genre nouveau, *Aleamastodon*¹, inclus dans le genre *Haplomastodon*, et je désigne comme subgénotype *H. (A.) guayasensis* sp. nov., dont on trouvera plus loin la description. Il est probable que ce sous-genre englobe divers Mastodontes à simples trèfles qui ont habité la zone intertropicale sud-américaine, mais non tous. En effet, j'ai pu observer la coexistence, dans le matériel d'Araxa (Brésil), de molaires à simples trèfles, de défenses simplement recourbées et dépourvues d'émail, et d'atlas munis de trous transversaires : il s'agit apparemment d'un sous-genre particulier de *Stegomastodon* qui n'a pas encore reçu de nom.

Nous nous trouvons donc devant 6 divisions parmi les Mastodontes sud-américains ; 5 d'entre elles ont été nommées : *Cuvieronius*, *Stegomastodon s. s.*, *Notiomastodon*, *Haplomastodon s. s.* et *Aleamastodon*. Il convient d'examiner les divers caractères qui peuvent permettre de fixer leurs positions respectives.

Les caractères distinctifs jusqu'ici invoqués portent principalement sur la forme du crâne, la morphologie des défenses et la présence éventuelle d'une bande d'émail sur celles-ci, le degré de complication des molaires ; on peut y ajouter diverses particularités des os des membres ; il faut considérer enfin la présence ou l'absence des trous transversaires dans l'atlas et dans l'axis.

Le crâne permet de distinguer deux groupes. Chez *Cuvieronius*, il est surbaissé, très fuyant ; il a été comparé à celui de *Stegodon* par M. Boule [1920] et à ceux de certains *Rhynchotheriinae* et *Gomphotheriinae* par A. Cabrera [1929 b]. Au contraire, les vrais *Stegomastodon* et les formes affines présentent un crâne davantage éléphantinoïde. On trouve le même type chez *Haplomastodon s. s.* En ce qui concerne *Aleamastodon* et *Notiomastodon*, nous ne connaissons pas encore de crâne complet, mais divers caractères corrélatifs semblent indiquer des formes voisines de *Stegomastodon*. C'est là sans doute le caractère fondamental sur lequel doit être faite la distinction entre Cuvieroninés et Anancinés. Il est d'autant plus regrettable qu'il ne soit pas toujours observable.

On a attribué pendant longtemps une importance exagérée au degré de complication des molaires, de sorte que toutes les dents à simples trèfles ont été rapportées au « *Mastodon Andium* »

1. ἀλέα : chaleur du soleil, pour rappeler son habitat intertropical.

des auteurs. Il est de fait qu'en général, chez *Cuvieronius*, les figures d'usure des molaires dessinent des trèfles simples ; en d'autres termes les prétrites (on nomme ainsi les cuspidés externes des dents inférieures et les internes des supérieures, qui s'usent en premier) forment un trèfle par usure, tandis que les posttrites (cuspidés internes des dents mandibulaires et externes des dents maxillaires) n'ont pas de cônes accessoires, d'où il résulte une figure d'usure simple, en forme d'ovale allongé ou de losange. Au contraire, les vrais *Stegomastodon* appartiennent au type à doubles trèfles, chez lequel prétrites et posttrites s'usent en forme de trèfles, par suite de la présence de cônes accessoires à la fois du côté interne et du côté externe.

Cette distinction est moins stricte qu'on ne l'a cru d'abord. En premier lieu, les dents de *Cuvieronius* très usées peuvent également former un double trèfle rudimentaire par suite de la présence dans les posttrites de conules accessoires extrêmement bas ou mal individualisés, qui ne sont atteints que très tardivement par l'usure. D'autre part j'ai déjà insisté sur le fait que, dans l'ensemble, les Mastodontes de la région intertropicale sud-américaine rappellent de très près les *Stegomastodon* par le crâne, les défenses et les détails morphologiques des membres, et présentent cependant des molaires à simples trèfles, dans les mêmes limites que chez *Cuvieronius* ; ces formes intertropicales se répartissent dans le genre *Haplomastodon* (sous-genres *Haplomastodon* et *Aleamastodon*) et peut-être aussi dans le genre *Stegomastodon* s. l. (sous-genre non dénommé).

On peut aussi considérer, dans la forme des molaires, la disposition respective des prétrites et des posttrites. Chez *Cuvieronius*, les éléments internes et externes sont directement opposés, et il ne semble pas y avoir d'exception. Au contraire, chez les Anancinés, on observe souvent une disposition alternante entre ces éléments. Le dernier caractère n'est pas constant et représente plutôt une tendance, qui s'accroît dans les dents les plus postérieures ; il est particulièrement net chez les *Anancus* de l'Ancien Monde ; on le retrouve à un moindre degré chez *Stegomastodon* s. s., *Haplomastodon* s. s., *Aleamastodon* et même *Notiomastodon*. C'est une des raisons pour lesquelles j'ai considéré ce dernier comme un probable Ananciné.

La forme des défenses peut également servir pour distinguer les deux sous-familles. Chez les Cuvieroninés, elles présentent une torsion hélicoïdale caractéristique ; de plus elles sont sub-circulaires à la base et conservent un diamètre presque constant jusqu'au voisinage de la pointe. Au contraire, chez *Stegomastodon*, les défenses sont en général recourbées vers le haut, mais jamais tordues sur elles-mêmes ; il arrive même, chez de jeunes animaux ou des femelles, qu'elles soient presque droites. De plus, les mêmes dents ont une section très ovale, et leur diamètre se réduit progressivement de la base à l'extrémité. Ce critère rapproche de *Stegomastodon* les diverses autres sections sud-américaines : *Haplomastodon* s. s., *Aleamastodon*, *Notiomastodon*, et aussi les fossiles brésiliens, ce qui me conduit à placer tout cet ensemble parmi les Anancinés.

Un autre caractère taxonomique concerne la présence ou l'absence d'une bande d'émail le long de la défense. Chez *Cuvieronius*, cette bande est constante et assez large ; elle suit la torsion de la dent, c'est-à-dire qu'elle décrit aussi une courbe hélicoïdale depuis la base jusqu'à l'extrémité. Chez les vrais *Stegomastodon*, on ne trouve pas trace de cette bande d'émail. Il en est de même dans les défenses adultes de *Haplomastodon* s. l., mais j'ai déjà montré que, au moins chez *Haplomastodon* s. s., les défenses juvéniles présentent une étroite bande d'émail qui disparaît peu de temps après la chute des molaires de lait. Le même caractère paraît exister chez d'autres Anancinés intertropicaux, comme je l'ai déjà signalé [1950 b] à propos de pièces du NE du Brésil et de l'Argentine septentrionale, où l'on connaît, associées à des molaires à simples trèfles, des défenses juvéniles rectilignes munies d'une bande d'émail ; il n'est pas encore possible de décider s'il s'agit de *Stegomastodon* (sous-genre non dénommé) ou de *Haplomastodon* (s.-g. *Aleamastodon*). Remarquons que la particularité n'a pas encore été observée chez le type d'*Aleamastodon*, mais son absence n'y est pas non plus démontrée. Enfin la dernière catégorie, *Notiomastodon*,

todon, conserve une bande d'émail jusqu'à l'état adulte, mais la défense est du type *Stegomastodon*, et ni la bande d'émail ni la dent ne présentent de torsion hélicoïdale.

Divers caractères des os des membres, soulignés par M. Boule [1920] et par A. Cabrera [1929 b], permettent de distinguer *Cuvieronius* et *Stegomastodon*. A cet égard, le fémur est un des éléments les plus significatifs [M. Boule, 1920, fig. 22-23, p. 56]. Autant qu'on puisse en juger par les éléments connus, *Haplomastodon* et *Aleamastodon* se placent dans la seconde catégorie. On ne peut encore rien dire de *Notiomastodon* dont les os des membres sont totalement inconnus, à moins que, précisément, leur style soit tellement proche de *Stegomastodon* qu'on ne puisse distinguer, dans le matériel argentin, les pièces qui appartiennent à ces deux divisions.

L'atlas et l'axis sont particulièrement importants dans la reconnaissance des Mastodontes sud-américains. A. Cabrera a relevé, dans la forme générale, des différences nettes entre *Cuvieronius* et *Stegomastodon*. Mais il convient de souligner ici l'importance d'une particularité de *Haplomastodon*, que je n'ai pu observer que récemment, après avoir créé ce nom sur d'autres caractères moins essentiels. Chez *H. Chimborazi* des Andes équatoriennes, l'atlas et l'axis sont privés de trous transversaires, tandis que ceux-ci sont bien développés dans les vertèbres cervicales suivantes. Ce caractère indique sans doute que les artères vertébrales pénétraient dans le canal rachidien, non pas en avant de l'atlas comme de coutume, mais en arrière de l'axis. C'est là une disposition tout à fait inusitée parmi les Proboscidiens, où l'on observe normalement ces foramens jusqu'à l'atlas, aussi bien chez les Éléphants que chez les Mastodontes ou même les *Dinotherium*. En particulier ils sont présents chez la plupart des Mastodontes sud-américains : *Cuvieronius* [M. Boule, 1920, pl. VII, fig. 1, 1 a, 1 b, 2, 2 a, 3], *Stegomastodon* [A. Cabrera, 1929 b, fig. 17, p. 113] ; ils n'ont pu être contrôlés chez *Notiomastodon*. Il s'ensuit que *Haplomastodon* doit être considéré comme un rameau voisin de *Stegomastodon*, mais qui a subi à ce sujet une différenciation très particulière. A cet égard, *Aleamastodon* représente un intermédiaire dans lequel l'atlas a déjà perdu ses trous transversaires, tandis que l'axis en est encore pourvu (fig. 48, 48 bis) : ici, les artères vertébrales pénètrent dans le canal rachidien entre l'atlas et l'axis.

Ces divers critères permettent de séparer très nettement les genres *Cuvieronius* et *Stegomastodon*.

Haplomastodon s. l., par tous ses caractères connus, s'éloigne des Cuvieroninés et se place très près de *Stegomastodon*. Il s'en distingue par la perte des trous transversaires, perte qui affecte l'atlas seul chez *Aleamastodon*, l'atlas et l'axis chez *Haplomastodon* s. s. De plus, ce genre, qui semble localisé dans la zone intertropicale, a conservé certains caractères primitifs : molaires à simples trèfles, présence éventuelle d'une bande d'émail sur les défenses juvéniles.

Il est plus difficile de fixer une position définitive au genre *Notiomastodon* créé par A. Cabrera en 1929 sur quelques restes provenant du Pléistocène, probablement inférieur, de Monte Hermoso (Prov. de Buenos-Aires). On n'en connaît que la mandibule avec quelques dents inférieures, et aussi la défense représentée par quelques rares exemplaires. L'animal montre des molaires dont l'usure est à doubles trèfles ; sa défense, simplement courbée et non tordue, porte sur le côté une large bande d'émail qui atteint presque la pointe. S'appuyant sur la présence de cette bande d'émail, A. Cabrera place le genre dans les *Cuvieroninae*.

Au contraire, H. F. Osborn [1936] admet d'une manière assez aventureuse que les défenses étaient en réalité recourbées vers le bas (ce qui équivaut à considérer comme droite la pièce désignée comme gauche par A. Cabrera et vice versa) ; et, sur cette base, le paléontologiste américain place *Notiomastodon* au voisinage des Mastodontes pourvus d'incisives inférieures, comme *Serridentinus* et *Platybelodon* (*Serridentidae* d'Osborn) et fait du genre de Cabrera le type de sa sous-famille des *Notiomastodontinae*, rameau exclusivement sud-américain. D'autre part, il

inclut dans le même genre le *Mastodon argentinus* AMEGHINO, de Tarija, sur des bases encore plus discutables.

La thèse d'Osborn est trop fragile pour qu'on puisse l'adopter sans autre preuve. De telle sorte que G. G. Simpson [1945], sur ce point également, donne la préférence à l'opinion de A. Cabrera, c'est-à-dire que *Notiomastodon* est placé à côté de *Cuvieronius* dans les *Cuvieroninae*.

Cette dernière solution, bien que plus satisfaisante, ne me paraît pas absolument sûre. J'ai déjà souligné [1950 b] que, d'une part la forme de la défense simplement recourbée et progressivement effilée, d'autre part les molaires à doubles trèfles qui montrent une tendance à la disposition alternante des cuspidés internes et externes, particulièrement dans *M.* [A. Cabrera, 1929 b, fig. 5, p. 95], correspondent à des caractères d'Anancinés et non de Cuvieroninés. Au contraire, la présence d'émail sur les défenses ne constitue pas une preuve décisive de parenté avec la dernière sous-famille : il s'agit d'un caractère primitif que des groupes divers ont pu conserver indépendamment. Et ceci est d'autant plus vraisemblable que, comme je l'ai dit plus haut, le genre *Haplomastodon* et peut-être certains *Stegomastodon* peuvent conserver une bande d'émail dans les stades juvéniles, alors que la forme des défenses, la morphologie du crâne et divers caractères squelettiques les placent parmi les Anancinés. Compte tenu de ces observations, j'incline à considérer *Notiomastodon* comme un sous-genre de *Stegomastodon*, ou comme un genre voisin qui aurait conservé la bande d'émail jusqu'à l'âge adulte. Bien entendu cette interprétation demande, pour être définitive, la découverte du crâne encore inconnu de *Notiomastodon*. Mais, d'accord avec ses autres caractères, il est permis de supposer que cet animal possédait un crâne éléphantoïde, du type *Stegomastodon*.

Je résumerai ma conception actuelle sous forme d'une clé, permettant de distinguer les divers genres et sous-genres de Mastodontes sud-américains.

MASTODONTES SUD-AMÉRICAINS (*Gomphotheriidae* brévirostres).

- a) Crâne déprimé, stégodontoïde; défenses à section subcirculaire, à torsion hélicoïdale, avec une bande d'émail persistante également tordue; molariformes usées en simples trèfles, à demi-collines opposées..... Sous-famille CUVIERONINAE
Genre unique *Cuvieronius* OSBORN 1923.
- b) Crâne élevé, éléphantoïde : défenses à section ovale, simplement courbées, parfois droites, jamais tordues; molaires montrant souvent une tendance à la disposition alternante des cuspidés internes et externes..... Sous-famille ANANCINAE.
Atlas sans trous transversaires; molariformes usées en simples trèfles.
Genre *Haplomastodon* HOFFSTETTER 1950, nouveau rang.
Axis également sans trous transversaires; défenses juvéniles avec une bande d'émail.
Sous-genre *Haplomastodon* HOFFSTETTER 1950.
Axis muni de trous transversaires..... Sous-genre *Aleamastodon* nov.
Atlas et axis munis de trous transversaires Genre *Stegomastodon* POHLIG 1912.
Molariformes usées en simples trèfles..... Sous-genre non dénommé.
Molariformes usées en doubles trèfles :
Défenses avec une bande d'émail persistante... Sous-genre *Notiomastodon* CABRERA 1929.
Défenses sans émail..... Sous-genre *Stegomastodon* POHLIG 1912.

On remarquera que j'ai maintenu les formes spécialisées de l'Argentine dans la même subdivision que les *Stegomastodon* s. s. nord-américains. Dans l'état actuel de nos connaissances, j'ai été contraint à cette solution provisoire qui ne me paraît pas entièrement satisfaisante. En effet, comme nous le verrons, il semble que le groupe de *St. mirificus* (LEIDY) de l'Amérique du Nord et celui de *St. platensis* (AMEGHINO) et *St. superbus* (AMEGHINO) de l'Argentine, ont une signification phylogénique distincte. Il n'est donc pas impossible qu'une étude détaillée, effectuée sur un bon matériel, conduise à mettre en évidence des différences qui justifieraient un sous-genre particulier pour les espèces australes.

Je considérerai successivement les diverses coupures ainsi reconnues, et j'examinerai avec quelque détail leurs représentants équatoriens, pour tirer les quelques conclusions d'ordre phylogénique qui découlent de cette vue d'ensemble.

Genre *Cuvieronius* OSBORN 1923.

= *Mastodon* (part.) auct., nec CUVIER 1817 (Règne animal, p. 232).

= *Cuvieronius* OSBORN [1923], nec OSBORN [1936].

= *Cordillerion* OSBORN [1926].

(?) = *Teleobunomastodon* REVILLIOD [1931].

GÉNOTYPE : *Mastodon Humboldti* CUVIER, synonyme de *Mastotherium hyodon* FISCHER.

DIAGNOSE : Selon A. Cabrera [1929b] : *Mastodontes au crâne déprimé. Symphyse mandibulaire courte. Incisives supérieures pourvues d'une bande d'émail dans toute leur longueur : légèrement recourbées vers le bas chez le jeune ; divergentes chez l'adulte et chacune tordue sur son axe, de sorte que la bande d'émail décrit une spirale autour de la dent. Molaires bunolophodontes avec une double série de cônes opposés entre eux, ceux d'un côté (l'interne dans les supérieures et l'externe dans les inférieures) plus forts que ceux de l'autre côté et pourvus de cônes accessoires ; du côté opposé ceux-ci manquent ou sont très petits, de sorte que, mais seulement chez les exemplaires très vieux¹, il y a parfois tendance à l'usure en double série de trèfles ; couramment ceux-ci se forment seulement du côté où les cuspidés sont les plus grandes, tandis que ceux de l'autre côté s'usent en forme d'ellipse ou de losange.*

Le genre est connu en Amérique du Nord où il compte ses plus anciens représentants. H. F. Osborn [1936] lui attribue 7 espèces du Mexique et du S des États-Unis. Si l'on admet les positions stratigraphiques attribuées par E. H. Colbert [1942], l'espèce la plus ancienne du genre serait *C. edensis* (OSBORN 1922) du Pliocène moyen de la Californie ; on y retrouve les défenses tordues sur elles-mêmes avec une bande d'émail spiralée ; elle peut représenter la souche du groupe. L'âge des autres espèces nord-américaines n'est pas toujours établi avec une précision absolue ; il semble cependant acquis qu'il s'agit du Pliocène supérieur et du Pléistocène inférieur. On peut citer : *C. bensonensis* (GIDLEY 1926), de l'Arizona ; *C. gratum* (HAY 1917), *C. orarius* (HAY 1926), *C. defloccatus* (HAY 1926), du Texas ; *C. tropicus* (COPE 1884), *C. oligobunis* (COPE 1893), ainsi que les quatre sous-espèces créées par Freudenberg en 1922, du Mexique. Parmi ces diverses formes, un certain nombre ont été rapportées au genre *Cuvieronius* simplement à cause de leurs molaires à simples trèfles. Il conviendrait de les reviser avec attention, car, d'après les indications précédentes, le caractère peut se rencontrer également parmi les *Anancinae*.

En Amérique du Sud, les opinions sont encore variables en ce qui concerne le nombre des espèces représentées. L'espèce fondamentale est *C. hyodon* FISCHER 1814 (souvent nommée *Andium* par les auteurs) ; on admet généralement que c'est elle qui se rencontre non seulement en Équateur, mais aussi à Tarija (Bolivie). De ce fait, la plupart des spécialistes concordent pour considérer l'espèce *tarijensis* AMEGHINO 1902 (*nom. nud.*) comme un simple synonyme. Par contre, les opinions sont plus variées en ce qui concerne les autres espèces créées. A la suite de R. Philippi et de J. F. Pompeckj, H. F. Osborn maintient comme une forme distincte l'espèce *C. bolivianus* (PHILIPPI 1893) de Ulloma (Bolivie) ; P. Revilliod [1931] en a même fait un genre particulier, *Teleobunomastodon*, en se basant d'ailleurs sur un échantillon considéré comme distinct par Osborn. En ce qui concerne *C. chilensis* (PHILIPPI 1893) de Chillán, H. F. Osborn [1936]

1. Ou plus exactement chez les dents très usées, car le phénomène peut se produire dans des dents antérieures à M3.

non seulement le maintient comme espèce distincte, mais encore place celle-ci dans son genre « *Cuvieronius* », c'est-à-dire *Stegomastodon* dans la nomenclature actuelle; par contre E. H. Colbert [1942] la replace dans le genre *Cordillerion* qui équivaut au genre *Cuvieronius* dans son sens rectifié. M. Boule, C. Oliver et également A. Cabrera considèrent, au contraire, que toutes les différences invoquées ne sortent pas des limites de la variation individuelle ou sexuelle, et font de toutes ces formes une seule grande espèce, nommée *Mastodon Andium* par M. Boule et par C. Oliver, *Cuvieronius hyodon* par A. Cabrera. C'est cette dernière opinion que j'adopterai provisoirement jusqu'à ce qu'une étude plus complète permette peut-être de mettre en évidence des différences significatives entre les *Cuvieronius* d'Équateur, de Bolivie et du Chili. Au cas où il s'agirait d'espèces distinctes, elles devraient, comme le suggère A. Cabrera, recevoir les noms : *C. hyodon* (FISCHER) pour la forme équatorienne, *C. bolivianus* (PHILIPPI) pour la bolivienne et *C. Humboldtii* (CUVIER in FISCHER) pour la chilienne.

Dès à présent, je rappellerai qu'on a également attribué à cette espèce pratiquement toutes les molaires isolées dont la figure d'usure correspondait au type à simples trèfles. Je ne puis admettre ces identifications, étant donné que, dans bien des cas, les dents en question peuvent très bien appartenir à des *Haplomastodon* ou même à des *Stegomastodon s. l.*

Cuvieronius hyodon (FISCHER 1814).

Fig.-texte 42 et 43 ; Pl. VII, fig. 1 et 2.

- = Mastodonte des Cordillères CUVIER [1806, p. 413, pl. II, fig. 1 et 12].
- = Mastodonte humboldtien CUVIER [1806, p. 413, pl. II, fig. 13].
- = Mastotherium hyodon FISCHER [1814, p. 341].
- = Mastotherium Humboldtii (trad. nom spéc. de CUVIER). Fischer [1814, p. 341].
- = Mastodon rhomboides RAFINESQUE [1814, p. 183].
- = Mastodon humboldtianus (trad. nom de CUVIER). Rafinesque [1814, p. 183].
- = Mastodon Humboldtii (trad. nom de CUVIER). Desmarest [1818, p. 447].
- = Mastodon cordillerarum (trad. nom de CUVIER). Desmarest [1822, p. 385].
- = Mastodon Andium CUVIER [1824, p. 527].
- = Mastodon Humboldtii CUVIER [1824, p. 527].
- = Mastodon Andii (modif. nom de CUVIER). Laurillard in d'Orbigny [1842, p. 144, pl. X-XI].
- = Mastodon andicus (modif. nom de CUVIER). Blainville [1845, p. 361].
- = Mastodon Antium (modif. nom de CUVIER). Burmeister [1867, p. 288].
- = Tetrabelodon andium (CUVIER). Cope [1884, p. 5].
- = Mastodon cordillerum (modif. nom de CUVIER-DESMAREST). Lydekker 1886 [1885-87, pt. IV, p. 45].
- = Mastodon argentinus AMEGHINO [1888, p. 7].
- = Dibelodon cordillerarum (CUVIER in Desmarest). Cope [1889, p. 195].
- = Mastodon chilensis PHILIPPI [1893 a, p. 88-89, fig. 4].
- = Mastodon bolivianus PHILIPPI [1893 a, p. 89, fig. 2].
- = Mastodon tarijensis AMEGHINO [1902 a, p. 2].
- = Didelodon andium (CUVIER). Lull [1908, p. 191, fig. 18].
- = Anancus hyodon (FISCHER). Hay [1923 b, p. 112].
- = Cuvieronius humboldtii (CUVIER in Desmarest). Osborn [1923, pl. 1] (génotype).
- = Cordillerion andium (CUVIER). Osborn [1926, p. 15] (génotype).
- = Cuvieronius hyodon (FISCHER). Cabrera [1929 b, p. 82-90, fig. 1].
- (?) = Teleobunomastodon bolivianus (PHILIPPI). Revilliod [1931, p. 1-21, fig. 1-9 et pl. I-II] (génotype).
- = Cordillerion andium (CUVIER). Osborn [1936, p. 549, fig. 79, 484, 486, 488 (part.), 494 (part.), 495 (part.), 496, 498 (part.), 508, 509, 528, 529, 532 A-B, 540 (part.), 547, 549 (part.), 555].
- = Notiomastodon argentinus (AMEGHINO). Osborn [1936, p. 550, 592, fig. 491, 510].
- = Cordillerion tarijensis (AMEGHINO). Osborn [1936, p. 550-551].
- = Cordillerion bolivianus (PHILIPPI). Osborn [1936, p. 551-552, fig. 511, 512, 547 (part.)].
- = Cuvieronius humboldtii (CUVIER in Desmarest) (part.). Osborn [1936, p. 576-577, fig. 80, 487, 537, 538].
- = Cuvieronius chilensis (PHILIPPI). Osborn [1936, p. 581-582, fig. 547].
- = Cordillerion chilensis (PHILIPPI). Colbert [1942, p. 1520, fig. 1225].
- = Paleomastodon sp. LIENDO [1946, fig. sans numéro, p. 8, 9 et 15].

TYPE : Une M^e figurée par G. Cuvier [1806, pl. II, fig. 1], récoltée par Humboldt « près du volcan d'Imbaburra, au royaume de Quito, à 1.200 toises de hauteur », MPP, AC. 1738.

SYNONYMIE. — La longue synonymie donnée à l'espèce traduit l'opinion de A. Cabrera [1929 b], selon laquelle une seule espèce de *Cuvieronius* aurait habité l'Amérique du Sud. Cette

position n'est sans doute pas inattaquable, mais elle me paraît la plus sage jusqu'à ce qu'un plus riche matériel provenant de régions diverses mette en évidence des caractères spécifiques indiscutables qui permettraient peut-être de séparer plusieurs espèces.

Les divers noms sont tous fondés sur des types qui proviennent de l'Équateur, du Chili et de la Bolivie.

Nous avons déjà discuté longuement des types de Cuvier, sur lesquels sont également basés divers noms proposés par les anciens auteurs : *hyodon*, *Humboldti*, *rhomboides*, *cordillerarum*, *Andium* et leurs variantes.

En ce qui concerne *Mastodon argentinus* AMEGH. 1888, je préfère l'opinion de A. Cabrera, qui a étudié le matériel original, à celle de H. F. Osborn qui, sur la base des publications antérieures, a interprété l'espèce d'Ameghino comme un *Notiomastodon*.

Mastodon chilensis PHILIPPI 1893, dont il a déjà été question, est à peu près certainement synonyme de *Mastodon Humboldti*, dont il a pratiquement la même provenance. J'ai rappelé plus haut que l'interprétation de H. F. Osborn [1936] n'a pas été suivie, même par E. H. Colbert qui a collaboré à la conclusion de la même œuvre. Le matériel de Tierras Blancas, paratype de l'espèce de Philippi, que j'ai eu l'occasion de voir à Santiago, appartient certainement au même genre que celui de Tarija. Mais mon observation a été trop rapide pour que je puisse affirmer que les deux formes sont co-spécifiques. De toute façon, le seul paléontologiste chilien qui se soit occupé de ces restes, C. Oliver Schneider [1926, p. 150], considère *M. chilensis* comme synonyme de *M. Andium*, c'est-à-dire de *C. hyodon*. C'est cette opinion que nous devons suivre tant qu'une étude plus précise n'aura pas été faite.

Mastodon bolivianus PHILIPPI 1893, a été créé sur un matériel de la région de Ulloma (Bolivie) et a été différencié par sa symphyse plus brève et plus large, comparée à celle de *M. Andium* de Tarija ou tout au moins à la figure qu'en donne A. d'Orbigny [1842b]. J. A. Pompeckj [1905] maintient cette espèce, tandis que M. Boule [1920] et A. Cabrera [1929b] considèrent qu'elle n'est pas différente de celle de Tarija, la forme de la symphyse étant probablement variable avec le sexe. Quelques restes trouvés dans la même région conduisent P. Revilliod [1931] à revalider l'espèce de Philippi et à créer pour elle un nouveau genre, *Teleobunomastodon*, caractérisé par le redressement de la base du crâne, le raccourcissement de la mandibule et l'aplatissement de la défense ; ce genre présente, comme *Cuvieronius*, des défenses tordues sur elles-mêmes et munies d'une bande d'émail ; ses molaires sont usées en simples trèfles. De son côté H. F. Osborn [1933 et 1936] ne reconnaît pas l'identité entre le type de *M. bolivianus* PHILIPPI et le matériel de *T. bolivianus* REVILLIOD, ce dernier se différenciant par ses molaires élevées, à collines plus nombreuses et pourvues de cément. Enfin, G. G. Simpson [1945] place *Teleobunomastodon* dans la synonymie de *Cuvieronius*, ce qui paraît amplement justifié. La question de l'identité spécifique reste pendante, bien qu'elle apparaisse très probable pour le type de Philippi seul nommé.

En 1902, F. Ameghino a créé *Mastodon tarijensis*, qui est un *nomen nudum* et que H. F. Osborn considère comme un synonyme probable de « *Cordillerion Andium* », c'est-à-dire *Cuvieronius hyodon*.

En 1946, M. Liendo a fait connaître trois pièces intéressantes de la collection Echazú, que j'ai vues personnellement au Musée de La Paz. Il s'agit d'un fragment de crâne et de deux mandibules d'animaux très jeunes, récoltés à Tarija. On y note l'existence d'incisives de lait, non seulement à la mâchoire supérieure, mais aussi à la mandibule. M. Liendo, qui les a pris pour des adultes d'une espèce naine, les a attribués dans le texte [p. 7] aux *Rhynchotheriinae*, tandis qu'il les désigne comme *Paleomastodon* sp. dans les légendes des figures. Or, de toute évidence, ces pièces appartiennent à de très jeunes *C. hyodon*, au stade Di2, Dp2, Dp3. Leur connaissance vient confirmer les observations de Boule [1920, p. 29 et 35] qui avait déjà supposé l'existence d'incisives caduques, indiquées par la présence d'alvéoles plus ou moins effacés,

Je ne crois pas utile de revenir ici sur la description de l'espèce et de ses variations. On la trouvera exposée en détail dans les monographies de Burmeister, Nordenskiöld, Boule et Thevenin, etc... Non pas que je considère la question comme épuisée, mais, pour ajouter quelques compléments utiles à l'excellente description donnée par M. Boule [1920], il faudrait disposer d'un matériel énorme. C'est donc surtout en Bolivie que pourrait être entrepris un travail fructueux dans ce sens.

MATÉRIEL ÉQUATORIEN. — Il faut d'abord mentionner le type de l'espèce (Pl. VII, fig. 2), trouvé près du volcan Imbabura (gis. 4). Sa morphologie, comme ses dimensions, concordent d'une façon satisfaisante avec les M² de Tarija étudiées par M. Boule.

Après cette création, il était naturel que les auteurs rapportent à la même espèce les restes de Mastodontes trouvés en Équateur, d'autant plus que ceux-ci montrent tous des molaires à simples trèfles. Ce fut le cas de T. Wolf et de divers collectionneurs locaux. J'ai retrouvé la même tendance jusque dans les cartes modernes établies par l'Anglo-Ecuadorian Co, où la présence de « *Mastodon Andium* » est signalée dans le gisement côtier de La Carolina.

En ce qui concerne le matériel vu par T. Wolf, il est impossible de se faire une opinion, puisqu'il n'a jamais été figuré ni décrit. On peut dire cependant que l'identification avec « *M. Andium* » des Mastodontes trouvés dans la région littorale (péninsule de Santa Elena et vallée du río Daule) est erronée, car les seuls restes identifiables de cette zone appartiennent au genre *Haplomastodon* et plus précisément au sous-genre *Aleamastodon*. Il est probable aussi qu'en majorité, sinon en totalité, les restes de la Sierra observés par T. Wolf appartenaient à l'espèce la plus commune, *Haplomastodon Chimborazi* et non à « *Andium* ».

W. Branco [1883, p. 134-137] a examiné avec plus d'attention les restes de Mastodontes récoltés par Reiss et Stübel. Ces pièces proviennent de 3 gisements :

Punín (gis. 30) : fragments de défenses, une M³, 3 molaires trilophodontes.

Cotocollao (gis. 11) : une M₁.

Malchingui (gis. 5) : une branche mandibulaire avec deux dents endommagées, probablement M₁-M₂; la moitié inférieure d'un radius droit, un cubitus presque entier et l'extrémité distale d'un humérus.

Toutes ces pièces ont été rapportées par W. Branco à *Mastodon Andium* CUVIER. Il est regrettable que l'auteur n'ait pas cru utile de les figurer au moins en partie, de sorte qu'il est pratiquement impossible de contrôler ses observations.

A priori, il serait étrange que l'auteur allemand ait observé uniquement des restes de *C. hyodon*, qui est très rare en Équateur, et aucun de ceux de *H. Chimborazi*, qui est l'espèce courante de Punín.

Au sujet des fragments de défenses, W. Branco dit seulement qu'ils laissent voir la bande d'émail caractéristique de *M. Andium*. L'observation, si elle est correcte, serait assez significative. Mais on sait avec quelle facilité on peut se tromper dans ce domaine : c'est ainsi que, sur le même matériel de *Mastodon maderianus*, F. Ameghino et A. Cabrera arrivent à des conclusions opposées en ce qui concerne la présence d'une bande d'émail. De plus W. Branco ne donne pas les dimensions des fragments observés; or, il serait intéressant de savoir s'il s'agit de pièces jeunes, car la bande d'émail n'est pas absolument caractéristique de *Cuvieronius*; parmi les fossiles de la Sierra équatorienne, on la retrouve chez les défenses juvéniles de *Haplomastodon*. Enfin il est regrettable que W. Branco n'ait pas noté l'existence ou l'absence d'une torsion de la dent, ce qui aurait donné un élément beaucoup plus sûr pour l'interprétation.

La description sommaire des autres pièces permet encore moins de contrôler s'il s'agit vraiment de *C. hyodon*. Cependant il faut remarquer que W. Branco [1883, p. 136] dit clairement

que les diverses molaires appartiennent aux formes bunolophodontes « mit alternierenden Halb-jochen ». Ce dernier caractère me paraît très significatif : on le connaît chez les Anancinés mais non chez *Cuvieronius* où les deux lobes d'une même colline sont toujours opposés (voir plus haut la diagnose du genre d'après A. Cabrera). Il s'ensuit qu'une grande partie au moins du matériel étudié par W. Branco devait appartenir à *Haplomastodon* et non à *Cuvieronius*.

A la suite des récoltes effectuées par J. C. Blick et Ch. Falkenbach en Équateur, Ch. Frick [1933] rapporte une seule dent à « *Cordillerion andium* » probablement à cause de son type d'usure. Il n'y a donc là aucune indication certaine de l'exactitude de cette détermination, effectuée avant que l'on connaisse des Anancinés sud-américains à simples trèfles.

Au cours de mes fouilles en Équateur, comme je l'ai déjà dit, je n'ai récolté personnellement aucun reste certain de *Cuvieronius*. Mais trois trouvailles récentes doivent cependant être rapportées à ce genre.

Il s'agit en premier lieu d'un fossile découvert dans les environs de Baños de Cuenca (gis. 32) et qui, selon les informations recueillies localement, aurait été presque complet. Il n'en subsiste que quelques restes fragmentaires conservés au Collège Benigno Malo de Cuenca. Je n'ai eu l'occasion de les observer qu'assez superficiellement durant un bref séjour à Cuenca en 1946, peu après mon arrivée en Équateur et n'ai pu en obtenir de photographies. J'ai cependant noté la présence d'une bande d'émail sur les fragments de défenses. Il s'agit certainement d'un *Cuvieronius*.

Tout récemment, en 1949, les travaux d'irrigation effectués dans la région de Punín ont mis à jour, dans la quebrada Colorada (gis. 30 a), un fémur incomplet (fig. 42) qui, par sa morphologie, s'éloigne du groupe des Anancinés, mais concorde bien avec *C. hyodon* tel que l'a fait connaître M. Boule. L'échantillon est actuellement conservé à l'École Polytechnique de Quito sous le n° V. 1248. Il est un peu détérioré à son extrémité supérieure et la partie distale manque complètement. Il s'agit d'une pièce de taille réduite : le fragment mesure 625 mm de long ; l'os entier ne devait pas atteindre 800 mm. La diaphyse est grêle et mesure 108 de largeur minima. Elle s'élargit brusquement et fortement à l'extrémité supérieure. Il en résulte, d'une part, que le grand trochanter est très saillant vers l'extérieur, mais relativement court ; d'autre part la tête, portée par un col grêle, est plus nettement déjetée vers l'intérieur que chez les formes du groupe de *Stegomastodon* et *Haplomastodon*. Le petit trochanter, qui est à peine marqué chez ces dernières, est ici beaucoup plus développé et dessine une lèvre saillante sur le bord interne. Tout ces caractères s'accordent parfaitement avec la figure 22 donnée par M. Boule [1920] pour le Mastodonte de Tarija. La taille est également compatible puisque, d'après M. Boule, le plus grand exemplaire connu de *C. hyodon* ne dépasse pas 90 cm et que les épiphyses sont déjà soudées chez des échantillons de 70 cm.

La troisième trouvaille est due au Cdt. J. Ribadeneira Ch. Elle a été effectuée dans la descente du cañon du Guayllabamba, à quelques kilomètres au N de Quito (gis. 8). Il s'agit d'un fragment d'une petite défense, qui mesure une quinzaine de centimètres de long (fig. 43). La pièce est coupée en deux morceaux, dont l'un a été déposé au Collège militaire Eloy Alfaro, l'autre à l'Université centrale de Quito. La section est subcirculaire : la plus grosse extrémité mesure 64,5 × 60,5 comme diamètres perpendiculaires. La diminution dans le sens longitudinal est assez faible. Le fragment porte sur toute sa longueur une bande d'émail très nette de 29 mm de large sur 2,5 d'épaisseur maxima. Cette bande, comme également les cannelures de l'ivoire, montrent une torsion hélicoïdale autour de l'axe de la dent. Ce sont là des caractères indiscutables de *Cuvieronius*.

Je dois également signaler, comme entrant dans le même groupe, une pointe de défense conservée à l'Université centrale, mais dont la provenance, certainement équatorienne, n'est pas précisée. Le fragment, d'une trentaine de centimètres de longueur, mesure 60 × 54,3 mm comme diamètres perpendiculaires à la section. Il semble avoir conservé un peu d'émail, mais surtout il montre une torsion très caractéristique.

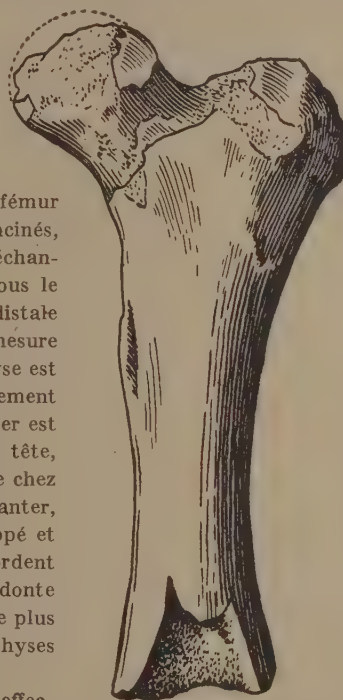


FIG. 42. — *Cuvieronius hyodon* (FISCHER). EPN, V. 1248. Fémur gauche incomplet. × 1/6. Q. Colorada, Punín, coll. Caja de Riegos.

Ce sont là les seules pièces équatoriennes que je puisse attribuer avec certitude à *C. hyodon*. Parmi les dents molariformes isolées, certaines pourraient également appartenir au même genre ; mais dans l'ensemble, pour une catégorie donnée, les dimensions concordent mieux avec *H. Chimborazi* qu'avec *C. hyodon* ; il faut

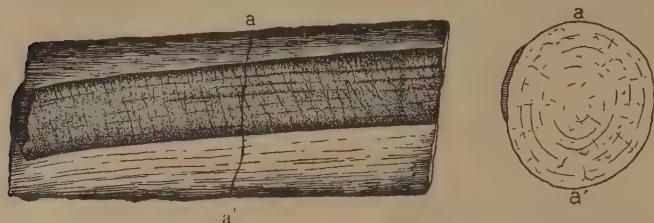


FIG. 43. — *Cuvieronius hyodon* (FISCHER). CMEA et UC. Fragment de défense. $\times 2/5$.
Cañon du Guayllabamba (Pichincha), coll. J. Ribadeneira.

noter aussi que bien des pièces montrent une tendance à la disposition alternante des demi-collines, ce qui interdit leur attribution à la dernière espèce.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE. — Telle qu'elle est conçue ici, l'espèce *C. hyodon* était

surtout abondante en Bolivie et principalement dans la vallée de Tarija. Vers le S, on retrouve des représentants du même genre et possiblement de la même espèce dans la zone côtière chilienne, entre le 33° et le 37° degrés de latitude S ; Burmeister et Ameghino signalent également des restes dans le N de l'Argentine. Vers le N, l'espèce semble confinée à la zone andine. On a peu de renseignements sur les gisements péruviens. Mais nous venons de voir que trois points au moins du couloir andin de l'Équateur ont fourni des restes identifiables. Il faut y ajouter, bien entendu, le gisement type d'Imbabura situé un peu plus au N. En Colombie, le haut-plateau de Bogotá a fourni diverses pièces dont certaines, conservées au Musée de La Plata, ont été rapportées par A. Cabrera [1929b] à *C. hyodon* ; j'ai émis [Hoffstetter, 1950 b] des doutes sur cette identification, à cause de l'incertitude que présentent toujours les dents isolées. Cependant, je viens d'observer à Paris une branche mandibulaire avec M_3 (MPP, 1933-3, coll. de Crissey) trouvée à Mosquera, près de Bogotá, à environ 3.800 m d'altitude ; la dent, dont l'usure est à simples trèfles typiques, n'atteint qu'une taille réduite ($183,7 \times 85,5$) et ne compte que 4 collines suivies d'un talon ; ces derniers caractères concordent parfaitement avec *C. hyodon* et rendent très improbable son appartenance à *Haplomastodon*. On peut donc admettre que l'aire d'extension de *C. hyodon* a atteint la région de Bogotá, ce qui ne veut pas dire qu'il faille rapporter à cette espèce tous les restes andins de Colombie, où nous verrons qu'a également vécu un Ananciné.

Il semble en tout cas qu'il se soit agi d'une forme de climat tempéré. Dans la zone intertropicale, elle n'a apparemment vécu qu'en altitude. Au Chili, elle s'est au contraire étendue dans la bande littorale qui devait offrir des conditions de vie, et en tout cas de température, assez comparables à celles du couloir interandin.

Sous le nom de *C. hyodon* ou de *M. Andium*, on a également rapporté à l'espèce un certain nombre de pièces provenant d'autres régions. Mais il s'agit généralement de molaires dont la détermination se base simplement sur leur figure d'usure en simples trèfles. Je répète que ce caractère est tout à fait insuffisant pour une détermination spécifique et même pour une distinction entre *Cuvieronius*, *Haplomastodon* et *Aleamastodon*.

De toute façon, je considère comme très improbables les attributions à l'espèce andine, de matériel provenant de zones tropicales ou de points très éloignés de l'aire de répartition établie précédemment. Dans cet ordre d'idées, je citerai par exemple la localité de Tarrapota, dans le bassin du Río Huallaga (zone amazonienne du Pérou), citée par J. Leidy en 1876 ; celle de Lagoa Santa (Brésil Oriental), citée par H. Winge [1906] ; celle de Trinidad citée par S. Schaub [1935] ; celle du Río Negro (Uruguay) citée par A. Berro en 1928 ; et même celle de Los Reartes (prov. de Córdoba, Argentine), citée par A. Castellanos en 1921. Mes informations à ce sujet sont trop incom-

plètes pour que je puisse me prononcer, mais *a priori*, on doit s'attendre à trouver plutôt dans ces régions des représentants des genres *Stegomastodon* s. l. et *Haplomastodon*.

NIVEAU GÉOLOGIQUE. — Le seul gisement de *C. hyodon* qui permette de fixer l'âge du fossile est celui de Tarija (Bolivie). Il s'agit d'un Pléistocène relativement ancien, qui équivaut probablement à l'Ensénadien supérieur de l'Argentine. On attribue généralement un âge comparable aux sables rouges de la région de Ulloma (Bolivie), d'où provient le type de *M. boliviatus*. Au Chili, la faune associée est mal connue ; elle comprend cependant des Chevaux du genre *Hippidion* et ne peut donc être très récente.

On est encore moins renseigné sur le niveau du fossile en Équateur. Je répète que je ne l'ai jamais rencontré dans le 3^e Interglaciaire où, s'il existait, il devait être extrêmement rare. Il se peut que les quelques trouvailles de restes équatoriens, auxquelles je n'ai pas assisté, correspondent à des niveaux plus anciens, comme le 2^e ou même le 1^{er} Interglaciaire. Ce serait là une explication de la rareté de l'animal, étant donné que ces horizons ne sont généralement pas fossilifères en Équateur. Cette hypothèse est très vraisemblable pour le gisement de Guayllabamba, où le cours d'eau a provoqué une coupé gigantesque et où le fragment de défense qui en provient porte encore un bloc du tuf volcanique très adhérent, semblable à celui qui incruste les os du Río Chiche. Le gisement de Baños de Cuenca ne permet pas de conclusions, car je ne l'ai pas visité et il appartient à une région dont le Quaternaire est mal connu. En ce qui concerne les autres points, quebrada Colorada et Imbabura, le niveau fossilifère est habituellement le 3^e Interglaciaire ; mais il n'est pas impossible que des travaux d'irrigation dans le premier cas, et des coupes naturelles dans le second, aient atteint des couches productives plus anciennes.

En résumé, *C. hyodon* appartient certainement au Pléistocène ancien (Tarijéen). Il n'est pas prouvé qu'il ait survécu jusqu'au Pléistocène supérieur. De toute façon, s'il s'est maintenu jusqu'à ce dernier niveau, il y était devenu extrêmement rare.

Genre *Haplomastodon* HOFFSTETTER 1950, nouveau rang.

- = *Mastodon* (part.) auct., nec CUVIER 1817 (Règne animal, p. 232).
- = *Elephas* PROAÑO [1894], nec LINNAEUS [1758].
- = *Mastodon* PROAÑO [1922], nec *Mastodon* CUVIER 1817.
- = *Tetralodon* SPILLMANN [1928], nec COPE [1884].
- = *Stegomastodon* (part.) CABRERA [1929 b, p. 97], nec POHLIG [1912].
- = *Bunolophodon* SPILLMANN [1928-1931], nec VACEK 1877 (*Abh. geol. Reichsanst.*, Bd. 7, 4, p. 45).
- = *Cuvieronius* (part.) OSBORN [1936], nec OSBORN [1923].
- = *Stegomastodon* (*Haplomastodon* subgen. nov.) HOFFSTETTER [1950 b], nec *Stegomastodon* POHLIG [1912].

GÉNOTYPE : *Mastodon Chimborazi* PROAÑO 1922.

DIAGNOSE : *Mastodontes* au crâne élevé, de type éléphantéide. Symphyse mandibulaire courte. Atlas dépourvu de for. transversarium. Incisives inférieures absentes. Incisives supérieures définitives à section ovale, presque droites chez le jeune, recourbées vers le haut chez l'adulte, sans torsion hélicoïdale ; les défenses portent généralement à l'état juvénile une étroite bande d'émail qui disparaît avant l'âge adulte. Molaires bunolophodontes ; demi-collines opposées ou montrant une légère tendance à une disposition alternante, surtout dans *M*₃ ; usure en simples trèfles avec quelquefois doubles trèfles rudimentaires dans les dents très usées. Molaires intermédiaires trilophodontes ; arrière-molaires tétra- ou pentalophodontes.

Je suis arrivé à la conclusion [Hoffstetter 1950 b] que le Mastodonte puninien du couloir interandin de l'Équateur, nommé *M. Chimborazi* par J. Proaño, se rapproche de *Stegomastodon*

par la plupart de ses caractères. Mais il diffère des *Stegomastodon* classiques de l'Amérique du Nord et de la pampa argentine, en particulier par ses molaires usées en simples trèfles et par la présence d'une bande d'émail sur les défenses juvéniles.

Sur ces bases j'ai fondé, pour recevoir cette espèce, le sous-genre *Haplomastodon*, que j'ai placé dans le genre *Stegomastodon*. En outre, et d'après les mêmes caractères, j'ai considéré comme appartenant probablement au même sous-genre des Mastodontes du littoral équatorien, du bassin amazonien, du Brésil oriental et du Nord de l'Argentine.

Ces conclusions sont remises en question par des observations récentes. En effet, l'espèce type de *Haplomastodon* présente un caractère tout à fait inusité, qui la sépare non seulement de *Stegomastodon*, mais aussi de tous les Proboscidiens classiques. *H. Chimborazi* possède un atlas et un axis dépourvus de *foramen transversarium* ; mais ces foramens existent dans les vertèbres cervicales suivantes. Ce caractère, très significatif, indique un trajet différent des artères vertébrales ; celles-ci, qui pénètrent normalement dans le crâne en avant de l'atlas, semblent avoir, chez *H. Chimborazi*, emprunté le canal rachidien en avant de la troisième vertèbre cervicale. Il y a là une différence trop importante et trop exceptionnelle pour qu'on puisse maintenir *Haplomastodon* parmi les *Stegomastodon* : il convient donc de l'élever au rang de genre. Je considère d'ailleurs le nouveau genre *Haplomastodon*, à cause de ses autres caractères, comme voisin de *Stegomastodon* : il représente sans doute un rameau aberrant dérivé de la même souche.

Durant le Pléistocène supérieur, le littoral équatorien a été habité par une forme voisine de *H. Chimborazi*, au point que je n'avais pas cru devoir la séparer spécifiquement [1950 b] et que H. F. Osborn [1936] avait adopté précédemment la même position. Un matériel plus complet me montre aujourd'hui que cette espèce littorale est distincte. Son atlas, comme celui de *H. Chimborazi*, est privé de trous transversaires ; mais ces foramens sont présents dans l'axis. Nous nous trouvons donc devant une espèce particulière, *H. guayasensis* sp. nov., qui montre une évolution dans le même sens que les vrais *Haplomastodon*, sans toutefois atteindre le même degré. Je placerai dans le genre *Haplomastodon* les diverses formes dont l'atlas a perdu les trous transversaires ; à l'intérieur du genre, je distinguerai un sous-genre *Haplomastodon* chez lequel l'axis présente la même anomalie, et un sous-genre *Aleamastodon* chez lequel l'axis a conservé sa morphologie banale.

Les autres Anancinés sud-américains à simples trèfles, que j'avais provisoirement rattachés à *Haplomastodon* [Hoffstetter, 1950 b], sont plus difficiles à interpréter, tant qu'on ne connaîtra pas leurs vertèbres cervicales antérieures. Leur habitat, en zone tropicale ou subtropicale, rend assez vraisemblable l'affinité de certains d'entre eux avec le sous-genre *Aleamastodon*, dont le type est une espèce de terres chaudes. Mais nous verrons qu'une forme brésilienne possède un atlas perforé par des trous transversaires, ce qui conduit à la placer parmi les *Stegomastodon* s. l.

Sous-genre *Haplomastodon* HOFFSTETTER 1950.

SUBGÉNOTYPE : *Mastodon Chimborazi* PROAÑO 1922.

DIAGNOSE : Caractères du genre *Haplomastodon*, auxquels s'ajoute l'absence de trous transversaires dans l'axis.

Haplomastodon (*Haplomastodon*) *Chimborazi* (PROAÑO 1922).

Fig.-texte 44-51 et Pl. VII, fig. 3, 4.

= *Mastodon Andium* CUVIER (? part.). Branco [1883, p. 172-175 = 134-137 sep.] nec CUVIER [1824].

= *Mastodonte del Chimborazo* PROAÑO [1894, 1915, 1922]. Anonyme [1903].

= *Elephas primigenius* PROAÑO [1894], nec BLUMENBACH 1799 (Handbuch der Naturgeschichte, 6. Aufl., p. 697).

- = *Mastodon Andium* CUVIER. Meyer [1907], *nec* CUVIER [1824].
- = *Mastodon Humboldtii* CUVIER (*part.*). Boule [1920, p. 70-71], *non* CUVIER in Fischer [1814], *nec* CUVIER [1824].
- = *Mastodon Chimborazi* PROAÑO [1922, page non numérotée, avec figures].
- = *Bunolophodon Ayora* SPILLMANN in Anonyme [1928 b, c, e (avec figures)].
- = *Tetrabelodon Ayora* SPILLMANN in Anonyme [1928 e].
- = *Stegomastodon Ayorae* (SPILLMANN). Cabrera [1929 b, p. 97].
- = *Bunolophodon Ayorae* SPILLMANN [1931, p. 67 et suiv., fig. 14° et 16°].
- = *Bunolophodon postremus* SPILLMANN [1931, p. 73 et suiv., fig. 18°-22° et 25°].
- = *Cuvieronius Ayorae* (SPILLMANN) (*part.*). Osborn [1936, p. 567 et suiv., p. 583-584, fig. 498 (*part.*), 534, 548, 549 (*part.*)].
- = *Cuvieronius postremus* (SPILLMANN). Osborn [1936, p. 585 et suiv., fig. 498, 530, 533, 536, 550-552].
- = *Stegomastodon Ayorae* (SPILLMANN). Hoffstetter [1948 b, p. 24].
- = *Mastodon Chimborazi* PROAÑO. Aráuz [1950, p. 419-423, 3 fig.].
- = *Stegomastodon* (*Haplomastodon*) *Chimborazi* (PROAÑO) (*part.* : matériel de la région interandine). Hoffstetter [1950 b, p. 24 et suiv., fig. 2-3] (subgénotype).

MATÉRIEL. — TYPE DE *M. Chimborazi* ET DE *B. Ayorae* : Trouvé par J. F. Proaño en 1894 dans la quebrada de Chalán, Punín ; acquis par l'Université centrale de Quito ; détruit lors de l'incendie de 1929. Un crâne pratiquement complet, avec mandibule et dentition, figuré par Anonyme [1903], J. F. Proaño [1922], Anonyme [1928 e], F. Spillmann [1931], H. F. Osborn [1936] et J. Aráuz [1950] ; actuellement perdu. Ce crâne était accompagné de diverses pièces squelettiques, dont certaines sont reconnaissables dans le matériel sauvé de l'incendie.

TYPE DE *B. postremus* : Un squelette presque complet figuré par F. Spillmann [1929, 1931], M. Uhle [1930], H. F. Osborn [1936] et J. Aráuz [1950]. Récolté par F. Spillmann et M. Uhle à Alangasí, quebrada Callihuaico, en 1928, et attribué aux temps préhistoriques. Monté à l'Université centrale de Quito. Complètement perdu lors de l'incendie de 1929.

MATÉRIEL OBSERVÉ :

Gis. 30, *Punín* (principalement q. Colorada et Chalán).

- | | |
|--|---|
| EPN : Une mandibule adulte, sans les branches montantes, avec les 2 M_3 (V. 1254). | Grand os (V. 1155). |
| Une branche mandibulaire droite avec M_2 - M_3 (V. 164). | Unciforme (V. 1142). |
| Vertèbres (V. 1253, 1246). | Demi-bassin (V. 1249), attribution douteuse à l'espèce. |
| Fragment d'humérus (V. 1255). | Fragment de péroné (V. 1250). |
| Cubitus incomplet (V. 1247). | Naviculaire (V. 731). |
| Fragments de radius (V. 1251, 1252). | Nombreux métapodes et phalanges. |
| UC : 2 humérus d'un même individu, possiblement du type. | Extrémité distale de fémur. |
| Atlas, très probablement du type. | Cubitus incomplet. |

Gis. 20, *Alangasí* (Callihuaico, La Cocha, Santa Ana, Pont Gortaire, etc...).

- | | |
|---|---|
| EPN : Fragment de défense (V. 1239). | Atlas et divers restes d'un squelette mal conservé (V. 1263). |
| Dp ³ (V. 1244), M ² (V. 1234), M ³ (V. 1238), 2 M_3 (V. 1243, 3038). | |
| UC : M_2 (figurée par Osborn [1936, fig. 552] comme M ¹). M_3 isolée. | |

Gis. 18-19, *Tumbaco*.

- EPN : Fragment de défense (V. 1268) ; Fragment de molaire et unciforme gauche (V. 1232).
 UC : Branche mandibulaire incomplète.

Gis. 10, *Llano Chico* (Los Milagros).

- EPN : Crâne incomplet de jeune avec la partie proximale des défenses et les Dp⁴-M¹, fragments de cubitus, de bassin, restes de vertèbres et de côtes (V. 1980).
 2 fragments de mandibule avec les 2 M_3 incomplètes (V. 1264).

Gis. 9, *Calderón*. EPN : Dp³ (V. 1231).

Gis. 7, *Checa* (q. Cartagena). EPN : Carpe droit (unciforme, grand os, pyramidal, lunaire), 2 métapodes, rotule et divers corps vertébraux (V. 1262). Fragment de M¹ (V. 1240).

Gis. 2, *La Paz* (Qüesaca). EPN : Fragment de mandibule (V. 1245).

CSG : Une branche mandibulaire gauche incomplète avec M_2 et fragment de M_3 .

Gis. 1, *El Angel* (Hda Pucará). CT : Quelques dents et fragments d'os longs.

Sans provenance connue. UC : Un axis (V. 3744), diverses vertèbres, fragments d'omoplates, d'os longs, et nombreuses pièces des extrémités, apparemment d'un même individu. Probablement de Punín et peut-être partie du matériel type de J. F. Proaño.

2 fragments de mandibule avec les 2 M_3 . Fragment de maxillaire avec M^2 - M^3 très usées.

HISTORIQUE. — Les premiers restes certains de cette espèce, qui en constituent le type, ont été rencontrés par le Chanoine J. F. Proaño, le 7 novembre 1894, dans la quebrada de Chalán, près de Punín.

Cette trouvaille a d'abord fait l'objet de publications locales, dans des journaux ou périodiques de Riobamba, aujourd'hui introuvables. Il a fallu toute la sagacité de A. Costales pour les sortir de l'oubli et établir des références précises.

Il s'agit d'abord des échos immédiats de la découverte, accompagnés de photographies, publiés en novembre 1894 par le quotidien de Riobamba, *El Observador*. La même année, les *Memorias del Liceo Chimborazo* (Riobamba, 1894, p. 31) contiennent, sous la signature de J. F. Proaño, un article intitulé « Mastodonte del Chimborazo, *Elephas primigenius* », reproduit par A. Costales [1950]. On y trouve les dimensions des pièces fossiles et la description suivante :

« Especie propia de la América Meridional. RASGOS GENÉRICOS : los del *Mastodon Andium* de Cuvier. ESPECÍFICOS : cabeza angulosa, frente elevada, defensas o colmillos muy grandes y robustos, tendidos hacia adelante, convergentes las puntas, poco encorvadas. Dentadura molar : cuatro piezas grandes, cada una lleva cuatro series de colinas divididas por valles y remata en un tubérculo, todas cubiertas de esmalte blanco ; colinas chatas, gastadas por el uso. Dos dientes incisivos superiores cuadrilongos, cóncavos ; esmalte interior negro y amarillo, bordes blancos ; otros dos incisivos inferiores, parece que se han caído antes. »

Par ce qui précède, on voit que l'auteur considère l'espèce comme proprement sud-américaine, mais qu'il n'avait que des notions très confuses de la nomenclature scientifique. Selon toute évidence, l'expression « *Elephas primigenius* » est utilisée dans son sens littéral, pour désigner un Proboscidiien fossile, et non pas dans le ferme propos d'identifier celui-ci avec le Mammouth européen.

Vers la même époque apparaît une notice imprimée, avec photographies, qui a été rapportée d'Équateur en France par P. Rivet, alors Assistant au Muséum, et que signale M. Boule [1920, p. 70]. Je n'ai pu la retrouver, mais il est vraisemblable que cette notice représente la source de l'article anonyme paru dans la revue *Cosmos* du 3 janvier 1903 sous le titre « Le Mastodonte du Chimborazo ». Cette publication est accompagnée de trois figures où l'on reconnaît le crâne et la mandibule avec la dentition, l'atlas, les omoplates, un humérus, un cubitus et deux radius (considérés comme péronés). Cet article attribue le matériel à l'espèce andine classique, « *Mastodon Andium* », et reproduit quelques mesures effectuées par J. F. Proaño.

Le matériel a été déposé à l'Université centrale de Quito, où H. Meyer, lors de son passage en 1903, a vu le crâne et une grande partie du squelette. Dans son travail de 1907, le géologue allemand le désigne également comme *M. Andium*.

Au contraire, M. Boule et A. Thevenin [1920, p. 70-71] relatent la même découverte, mais l'attribuent à l'espèce *M. Humboldti* (c'est-à-dire le nom sous lequel ces auteurs groupent tous les Anancinés sud-américains) en s'appuyant sur la forme du crâne, des défenses et des molaires. Il faut remarquer à ce sujet que M. Boule, contrairement à ce que dit F. Spillmann [Anonyme, 1928 e], a été le premier à établir, à propos de ce Mastodonte du Chimborazo et de celui du páramo du Cocuy (Colombie), que des Mastodontes à crâne éléphantinoïde et à défenses non tordues ont vécu avec « *Mastodon Andium* » dans les hautes vallées andines. Cependant, il est évident que l'identification de cet Ananciné équatorien avec le Mastodonte humboldien de Cuvier est erronée, et nous préciserons qu'en fait le Mastodonte du Chimborazo est une espèce particulière, qui n'est encore connue que dans les Andes de l'Équateur.

De son côté, J. F. Proaño a publié de nouvelles notes sur le même sujet. Il s'agit d'abord d'un Appendice à la « Memoria de cincuenta años de la Diócesis de Riobamba » (p. 16-19), daté de 1915. Plus intéressant est un feuillet non paginé, inséré entre les pages 12 et 13 d'un opuscule de J. F. Proaño intitulé « La Virgen del Dios Chimborazo », imprimé à Riobamba en 1922 et reproduit par J. Aráuz en 1950. En fait, il comporte seulement une photographie du crâne et de son découvreur, accompagnée d'un texte assez naïf qui ne donne aucune description valable. Mais, en plus du titre « Mastodonte del Chimborazo », la figure est accompagnée d'une désignation latine binominale, « *Masthodon Chimborazi, inventus Riobamba, Reipubl. Æquator, 1894* ». Il est certain qu'on pourrait se montrer plus exigeant pour accepter ce nouveau nom spécifique, surtout si

l'on considère qu'il a été publié en 1922. Mais le fait important est que, sur le même exemplaire, F. Spillmann a créé postérieurement l'espèce *Ayora*. Je ne connais pas de précédent en Paléontologie qui autorise à refuser la priorité de l'appellation publiée par J. F. Proaño en 1922, sur celle de F. Spillmann apparue pour la première fois en 1928 dans les journaux locaux.

A partir de 1928, et à l'occasion d'une nouvelle découverte équatorienne, celle du « Mastodonte d'Alangasi », F. Spillmann se préoccupe de l'exemplaire trouvé par J. F. Proaño et conservé à l'Université centrale. Malheureusement les premières publications consistent en articles anonymes, certainement rédigés à partir de déclarations et d'illustrations données par F. Spillmann. Ils ont paru dans un quotidien de Quito, *El Día*, nos 4550, 4551, 4552, 4555, 4559 (12-21 avril 1928). Des extraits de deux de ces articles, le troisième et le dernier, ont été reproduits dans *El Ecuador Comercial*, n° 57, de « marzo de 1928 » (certainement antidaté).

Le nom de *Bunolophodon Ayora* SPILLM. apparaît pour la première fois le 13 avril et est attribué à l'exemplaire d'Alangasi. Mais dans le n° suivant de *El Día* du 14 avril (reproduit p. 75 de *El Ecuador Comercial*), on peut lire : «...el doctor Spillmann ha constatado que [l'exemplaire d'Alangasi] pertenece a la misma especie del *Bunolophodon Ayora* SPILL. encontrado en Riobamba ». Le nouveau nom s'applique donc à l'exemplaire de Riobamba tandis que celui d'Alangasi est seulement référé à la même espèce. Enfin, dans *El Día* du 21 avril (article partiellement reproduit dans *El Ecuador Comercial* n° 57, couverture et page non numérotée en face de la p. 67), les noms *Tetralodon* nov. spec. *Ayora*-SPILLM. et *Bunolophodon Ayora*-SPILLM. sont attribués aux deux pièces, et, comme pour augmenter la confusion, l'exemplaire de Proaño est figuré avec une légende qui le présente comme s'il s'agissait de celui d'Alangasi. Cette photographie a été vue par A. Cabrera qui, en 1929, l'attribue au genre *Stegomastodon*. En 1931 apparaît une publication de F. Spillmann où l'exemplaire de J. Proaño est traité séparément sous le nom de *Bunolophodon Ayora* species nova, avec figure et description. En 1936, H. F. Osborn reproduit une grande partie des documents précédents et place l'espèce dans son genre *Cuvieronius* en y rattachant également des fossiles de la région andine et côtière. J'ai moi-même [Hoffstetter, 1950 b] proposé le nom de *Stegomastodon* (*Haplomastodon*) *Chimborazi* (PROAÑO 1922) pour désigner à la fois les espèces andines *Chimborazi*, *Ayora* et *postremus*, et aussi la forme du littoral. Je ne reviendrai pas ici sur les raisons qui me font aujourd'hui modifier le rang et la compréhension de *Haplomastodon*.

Le matériel type de l'espèce et du genre a été acquis par l'Université centrale de Quito, où il a été perdu lors de l'incendie de 1929. La tête osseuse a disparu définitivement, constituant une perte irréparable. Mais, parmi les pièces sauvées du désastre, un certain nombre concordent avec celles qui ont été figurées en 1903. Il s'agit principalement de l'atlas qui est parfaitement reconnaissable et qui est figuré ici (fig. 48 bis) d'après l'original : on peut donc le considérer comme le type de l'espèce, d'autant plus que c'est une pièce particulièrement significative. Deux humérus d'un même individu, dont l'un est figuré ici (fig. 49-50), paraissent également correspondre à la récolte de J. F. Proaño et portent encore leur mention d'origine : Chalán. Enfin, j'ai regroupé plusieurs pièces : axis (fig. 48 C), diverses vertèbres, fragments d'omoplates, de radius, etc..., nombreux éléments des extrémités ; tous ces échantillons ont perdu leur provenance, mais paraissent avoir été récoltés à Punín ; parmi eux, un radius incomplet porte encore l'étiquette que l'on peut voir sur la photographie de 1903, avec sa détermination erronée (« péroné »). Il est vraisemblable que tout cet ensemble appartient au matériel original de J. F. Proaño. Mais je crains qu'il n'y ait eu, dès la récolte, un mélange d'au moins deux individus, car le dernier lot correspond à un exemplaire subadulte, tandis que le crâne porte des M3 fortement usées et que les humérus sont complètement adultes.

En ce qui concerne le Mastodonte d'Alangasi, j'ai déjà relaté sa trouvaille, dans la quebrada Callihuaico, près d'Alangasi, et sa destruction en 1929 à l'Université centrale de Quito. Les premières nouvelles apparaissent dans *El Día* [Anonymes 1928 a-e], où l'on note que F. Spillmann considérait que le fossile appartenait à la même espèce que le Mastodonte de Riobamba et lui attribuait le nom spécifique de *Ayora*.

Dans les écrits postérieurs dus à F. Spillmann [1929 a et 1929 b] et à M. Uhle [1930], la pièce est désignée comme « Mastodon aus Alangasi », et le premier auteur la considère cette fois comme distincte du Mastodonte de Punín.

Enfin en 1931, F. Spillmann fonde sur le matériel d'Alangasi une nouvelle espèce, *Bunolophodon postremus*. En 1936, H. F. Osborn reproduit la documentation antérieure ; il y ajoute quelques indications manuscrites

de F. Spillmann et figure en outre [fig. 552] deux dents isolées, trouvées dans la même région. Tous ces restes reçoivent le nom de *Cuvieronius postremus* (SPILLM.)

En réalité, F. Spillmann paraît appuyer cette distinction spécifique principalement sur une différence d'âge géologique. Pour lui, comme pour Max Uhle, le Mastodonte d'Alangasí aurait été contemporain de l'homme dans les premiers siècles de notre ère ; au contraire, celui de Punín appartiendrait au Pléistocène ancien. Dans le chapitre consacré à l'âge des gisements, j'ai formulé à ce sujet mon opinion et mes réserves. Le niveau fossilifère de Punín est en réalité moins ancien que ne l'a cru F. Spillmann. En ce qui concerne le fossile d'Alangasí, son âge protohistorique est au moins discutable ; s'il provient, comme je le crois, de l'argile lignifère qui forme le fond de la quebrada Callihuaico, il appartiendrait au dernier Interglaciaire et serait par conséquent contemporain de celui de Punín ; on ne peut d'ailleurs que remarquer, à l'appui de cette interprétation, l'identité entre la soi-disant faune protohistorique de F. Spillmann et la faune puninienne connue dans toute la zone interandine équatorienne.

Quelle que soit d'ailleurs la conclusion définitive à ce sujet, une possible survivance n'entraîne pas forcément une différenciation spécifique. Et en fait, la comparaison détaillée faite par F. Spillmann en 1931, sur laquelle nous reviendrons, n'apporte aucun argument convaincant pour établir une coupure spécifique entre les deux formes. Les caractères différentiels invoqués s'expliquent en grande partie par le fait que le Mastodonte de Punín est un animal complètement adulte chez lequel les M3 sont fortement usées ; par contre, celui d'Alangasí est encore relativement jeune, puisque M1 n'est pas encore tombée et que M3 est presque entièrement logée dans son alvéole. Il faut tenir compte, par ailleurs, de la variation individuelle et sexuelle, dont la marge est certainement étendue chez d'aussi grands animaux, de sorte que la valeur absolue de certaines dimensions et leurs rapports peuvent changer grandement d'un individu à l'autre.

En résumé, comme je l'ai déjà dit dans mon travail précédent [1950 b], *postremus* n'est pour moi qu'un synonyme de *Chimborazi*.

NIVEAU GÉOLOGIQUE. — La plupart des restes de l'espèce, et en particulier le matériel type, appartiennent au 3^e Interglaciaire (Puninien). C'est là son niveau géologique normal. Je ne nie pas *a priori* la possible survivance locale de la même forme jusqu'aux temps postglaciaires, mais je ne suis pas entièrement convaincu par la trouvaille d'Alangasí et par les écrits auxquels elle a donné lieu. Il faudrait également considérer la possibilité de l'existence de l'espèce dans des niveaux inférieurs comme le Chichéen ; mais nous sommes encore trop mal renseignés sur ces faunes pour pouvoir prendre position.

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE. — L'espèce a habité le couloir interandin de l'Équateur. Elle est connue avec certitude depuis Punín au S, jusqu'à Tumbaco et Llano Chico au N, les gisements extrêmes ayant fourni des défenses ou des pièces qui ne permettent pas la confusion avec *Cuvieronius*. Plus au N, on ne connaît que des molaires ou des fragments de mandibules, dont l'identification est plus délicate. Cependant une arrière-molaire provenant de l'hacienda Pucará (gis. 1) et conservée au collège de Tulcán (ce qui rend peu douteuse sa provenance) montre nettement une disposition alternante entre prétrites et posttrites : il ne peut donc s'agir d'un *Cuvieronius*, mais d'un Ananciné.

Il semble, par conséquent, que l'aire d'extension de l'espèce s'étend vers le N presque jusqu'à la frontière du pays. Il se pourrait d'ailleurs que certaines des molaires à simples trèfles trouvées dans la région de Bogotá (Colombie) puissent lui être rapportées, mais nous n'avons pas de bases sûres pour les séparer de celles de *Cuvieronius* ; remarquons cependant que le matériel de cette région figuré par L. Cuervo Márquez [1938] comprend indiscutablement des défenses d'Anan-

cinés. Il sera bon, enfin, de comparer les fossiles équatoriens avec le crâne du páramo du Cocuy, situé plus au N ; nous parlerons plus loin de cette pièce, qui a été décrite par M. Boule [1920, fig. 32] ; mais de toute façon, même si elle se révèle être un *Haplomastodon*, elle est apparemment distincte au moins spécifiquement de *H. Chimborazi*, à cause de son crâne beaucoup plus élevé.

La présence de la même espèce sur la côte équatorienne, que H. F. Osborn avait admise et que j'avais personnellement acceptée [Hoffstetter, 1950 b] avec quelques réserves, ne peut plus être soutenue. La forme littorale, malgré de nombreuses analogies, se différencie surtout par son axis normal, muni de trous transversaires.

En résumé, si nous nous limitons aux documents bien contrôlés, l'espèce *H. Chimborazi* n'est connue que dans le couloir interandin de l'Équateur, entre les parallèles 2° S et 1° N.

DESCRIPTION. — LE CRÂNE. Les deux seuls crânes complets de l'espèce correspondent à celui du type trouvé à Chalán, et à celui de « *B. postremus* », découvert à Alangasí. Il n'est malheureusement plus possible de les observer aujourd'hui, et nous ne les connaissons que par les descriptions et illustrations publiées par J. F. Proaño en 1894-1922, puis par F. Spillmann en 1928-1931, ces dernières reproduites et complétées par H. F. Osborn en 1936. La comparaison est cependant mal commode, car l'exemplaire type n'a été figuré que de profil, tandis que cette vue manque précisément dans l'illustration de « *B. postremus* » ; de sorte qu'il n'existe aucune vue comparable des deux exemplaires. Par ailleurs la description détaillée donnée par F. Spillmann n'est pas toujours facile à suivre par suite de certaines impropriétés dans la terminologie ostéologique : c'est ainsi que l'auteur fait aller les pariétaux « depuis la crête sagittale de l'os occipital jusqu'à la fosse nasale » ; pour lui les frontaux devraient compter dans le squelette facial, car ils se trouvent sur les côtés de l'ouverture nasale qu'ils entourent en forme d'un arc double ; la suture pariéto-frontale serait située à la hauteur de la fosse nasale ; etc. !... Dans ces conditions, il est même parfois impossible d'interpréter correctement certaines mensurations. Je citerai les chiffres suivants, relevés dans le travail de F. Spillmann [1931].

Haplomastodon Chimborazi

« *B. Ayoraë* » « *B. postremus* »

Longueurs :

1) Depuis les condyles occipitaux jusqu'aux pointes des défenses.....	1750	1440
2) Depuis la crête occipitale jusqu'aux pointes des défenses.	1565 ¹	1366
3) Depuis les condyles occipitaux jusqu'au bord antérieur des prémaxillaires.	1000	960
4) Depuis la crête occipitale jusqu'au bord antérieur des prémaxillaires.	1090	890
5) Depuis la crête occipitale jusqu'à la pointe du processus nasal.	270	310
6) Depuis la pointe du processus nasal jusqu'au bord antérieur des prémaxillaires.	650	590

Largeurs :

7) Maxima sur la région occipitale.	655	650
8) Minima postfrontale.	340 ²	340
9) Maxima sur les arcs zygomatiques.		750 ³
10) Sur les bords postérieurs des orbites.	525	525
11) Sur les foramens infraorbitaux.	385	420
12) Sur les bords externes des défenses à leur sortie.	400	500
13) Entre les bords internes des défenses à leur sortie.	152	175
14) A l'extérieur des séries molariformes.	280	270

1. La mesure de 1,95 m, donnée dans l'article anonyme [1903, p. 8], a probablement été prise en suivant la courbe des défenses.

2. 280 dans le texte de F. Spillmann.

3. 860 dans le texte de F. Spillmann.

	<i>Haplomastodon Chimborazi</i>	
	« <i>B. Ayorae</i> »	« <i>B. postremus</i> »
Hauteurs :		
15) Des condyles occipitaux à la crête occipitale.....	400	450
16) De la crête occipitale au-dessus des choanes.....	610	630
17) Verticale de la pointe du processus nasal jusqu'au maxillaire (? bord alvéolaire).....	420	430

Ces dimensions ont été prises dans les tables finales du travail de F. Spillmann [1931]. On remarquera d'abord que certaines d'entre elles (nos 8 et 9) ne concordent pas avec les chiffres donnés dans le texte, ce qui peut faire craindre quelques erreurs typographiques. Il apparaît aussi des incompatibilités : par exemple la somme des deux dimensions 5) et 6) doit être au moins égale à la longueur 4) mesurée en ligne droite ; c'est bien le cas pour « *B. postremus* » mais non pour « *B. Ayorae* ». Il est également difficile de faire concorder certains traits de la description avec les caractéristiques géométriques données par les mesures ; ainsi on comprend mal comment « *B. postremus* » peut avoir une écaille occipitale plus redressée que celle de « *B. Ayorae* » alors que, chez la première espèce, la dimension 4) est plus petite que la longueur 3), ce qui indiquerait que la crête occipitale est reportée vers l'avant par rapport à celle de « *B. Ayorae* », où l'on observe des relations inverses. Il est également difficile de prendre à la lettre les différences angulaires citées, car l'auteur ne définit pas les angles qu'il donne et l'on connaît l'imprécision qui affecte généralement ce genre de mesures.

Cependant il est certain qu'entre les deux crânes existent des différences qu'on aimerait pouvoir contrôler, en particulier sur les profils (qu'on ne connaît pas chez « *B. postremus* »). En gros, il apparaît que « *B. postremus* » avait un crâne plus redressé et que « *B. Ayorae* » possédait une région faciale plus développée. En ce qui concerne la morphologie de détail, il ressort de la description de F. Spillmann que, d'une façon générale, les insertions musculaires étaient plus accusées chez le type de Punin. Or, précisément, ces différences concordent avec la différence d'âge démontrée par les dents, et parlent dans le même sens que les légers écarts constatés dans les dimensions des os longs. Le sexe pourrait aussi expliquer certaines différences, car il me semble plausible d'interpréter le type de l'espèce comme une femelle âgée et celui de « *B. postremus* » comme un mâle subadulte. Je suis même persuadé que des trouvailles postérieures conduiront à amplifier encore les marges de variations reconnues pour l'espèce sur la base de ces deux exemplaires.

Ce que nous connaissons des pièces précédentes nous indique que l'espèce puninienne possédait un crâne éléphantioïde, bien différent de celui de *Cuvieronius*, mais nettement plus bas que celui des vrais *Stegomastodon* sud-américains ou que celui de l'exemplaire du Cocuy figuré par M. Boule. En particulier, la région prémaxillaire est relativement longue et étroite, les défenses étant très rapprochées à leur origine. L'orbite paraît grande et assez saillante latéralement. Les fosses nasales sont très amples. Dans la région occipitale, les deux expansions latérales de la ligne nuchale s'accusent avec l'âge, ce qui explique que, chez un animal complètement adulte comme le type de l'espèce, la dimension n° 4 dépasse la longueur n° 3, au contraire de ce qu'on observe chez un subadulte comme le type de « *B. postremus* ».

Il y a peu à dire de la *mandibule*, d'autant que les travaux de M. Boule sur *C. hyodon* ont suffisamment montré l'importance des variations qui peuvent affecter cette pièce. Dans la description originale de F. Spillmann, seules sont figurées les vues latérales des deux exemplaires considérés par lui comme distincts, et la vue supérieure de la mandibule de « *B. postremus* ». Parmi les pièces récoltées depuis, l'une des meilleures est une branche mandibulaire avec M_2 en usage et M_3 qui atteint la surface masticatrice (V. 164, Q. Colorada, Punin, fig. 44 A) ; il s'agit

donc d'un individu dont l'âge est intermédiaire entre ceux des deux exemplaires étudiés par F. Spillmann. Or, on remarque la parfaite concordance entre ce topotype de *H. Chimborazi* et le type de « *B. postremus* ». En ce qui concerne la position de l'orifice dentaire, auquel A. Cabrera a attribué une certaine importance pour la distinction des espèces argentines de *Stegomastodon*, notre échantillon se rapproche plus de *St. platensis* que de *St. superbus*.

Dans toutes les pièces précédentes, la symphyse est courte et son goulot présente des bords parallèles. Mais ce dernier caractère est variable. En effet, une mandibule puissante (V. 1254 fig. 44 B), appartenant vraisemblablement à un mâle âgé, trouvée également dans la quebrada Colorada, montre une disposition singulière de la région symphysaire : le goulot s'élargit vers l'avant et se termine par deux lèvres séparées par une échancrure médiane au fond de laquelle existe un petit redent. Je ne crois pas qu'il faille attribuer trop d'importance à ces différences que l'on observe chaque fois qu'un matériel assez abondant vient illustrer une espèce.

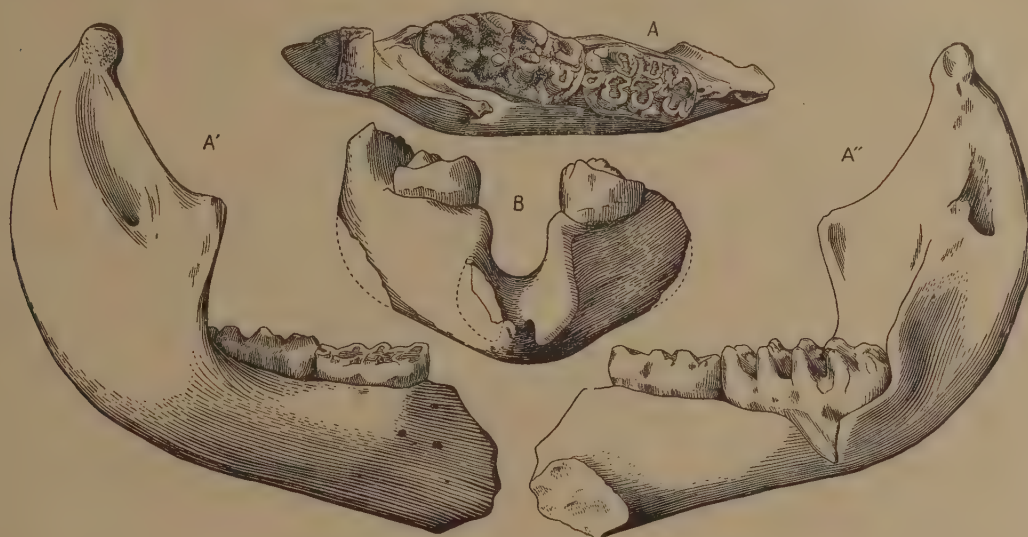


FIG. 44. — *Haplomastodon Chimborazi* (PROAÑO).

A, A', A'' : EPN, V. 164, branche mandibulaire avec M_2 , M_3 ; B : EPN, V. 1254, mandibule avec M_3 montrant la forme particulière de la symphyse. $\times 1/5$. Q. Colorada, Punín (Chimborazo). Coll. C. Carillo, R. Hoffstetter, Caja de Riegos.

LA DENTITION. Les défenses supérieures, comme chez tous les Mastodontes ou les Éléphants, présentent une certaine variabilité. C'est dans ce cadre qu'il faut considérer les légères différences observées entre « *B. Ayoraë* » et « *B. postremus* » : le premier a des défenses un peu plus longues, plus effilées, moins fortes à la base, mais conserve le même style que chez le second : tout ceci s'explique parfaitement si l'on admet que *B. postremus* est un mâle subadulte, ce qui rend compte de l'allure courte et forte de ses défenses. D'une façon générale ces défenses sont peu divergentes ; elles sont régulièrement recourbées vers le haut, sans trace de torsion. Leur section est fortement ovale verticalement et diminue progressivement de la base à la pointe. Il n'y a pas de bande d'émail dans les pièces adultes ou subadultes. Ce sont là autant de caractères que l'on retrouve également chez les *Stegomastodon*. La forme puninienne se caractérise cependant par des défenses relativement robustes et assez courtes. Il ressort des chiffres de F. Spillmann que ces dents, à la sortie de l'alvéole, mesurent 175×115 chez « *B. postremus* » et 147×124 chez « *B. Ayoraë* ». Une base de défense trouvée dans la quebrada La Tola (gis. 18) non loin d'Alangasi, correspond environ à 155×130 , c'est-à-dire à des chiffres très voisins du type de Punín.

Ces mêmes défenses définitives présentent, dans leurs premiers stades de développement, un caractère intéressant : elles portent une étroite bande d'émail sur la face supéro-externe. Cette observation se fonde sur un jeune individu, trouvé en décembre 1949 par C. Reyes à Llano Chico (gis. 10), et conservé à l'EPN sous le numéro V. 1980 (fig. 45, 46). Le fossile a été extrait de la cangahua du 3^e Interglaciaire, dans la quebrada Los Milagros. Il était accompagné de restes du Cheval et du Mylodonte caractéristiques du Puninien. Du crâne, seul était conservé le palais, avec les molariformes et la partie proximale des deux défenses.

La dent en usage est Dp^4 ; M^1 commence à sortir. Les fragments d'incisives, qui appartiennent à la dentition définitive, mesurent, depuis la base conservée jusqu'à l'extrémité brisée, 270 et 215 mm de long. Ces

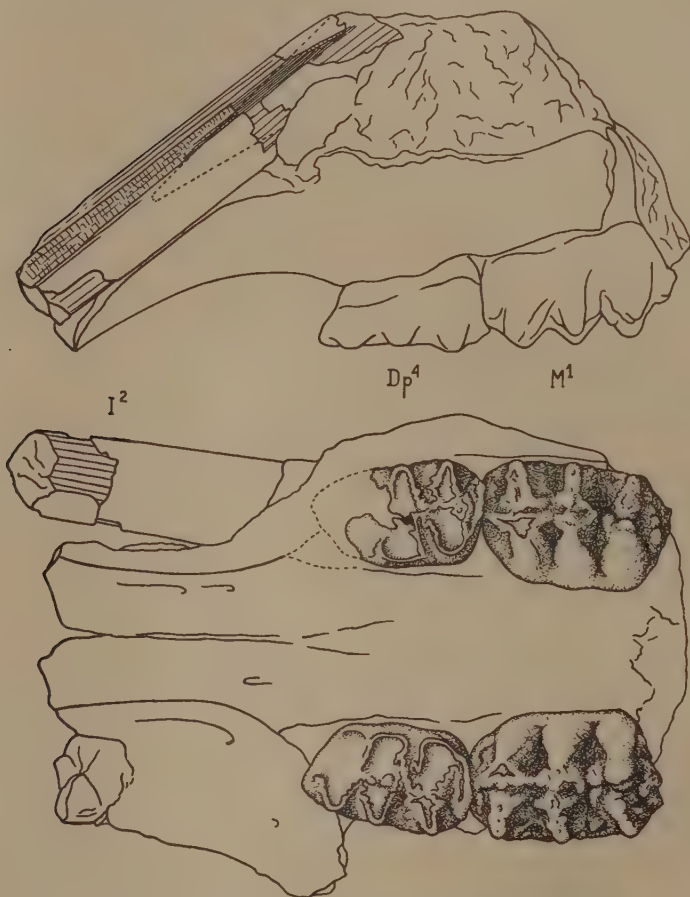


FIG. 45. — *Haplomastodon Chimborazí* (PROAÑO). EPN, V. 1980.

Partie de crâne juvénile avec I^2 , Dp^4 , M^1 . $\times 1/4$.

Q. Los Milagros, Llano Chico (Pichíncha), coll. C. Reyes.

dents sont rectilignes, peu divergentes, et inclinées vers le bas. Elles ne présentent aucune trace de torsion, ce qui les distingue de celles de *Cuvieronius hyodon*, lesquelles sont déjà clairement tordues bien avant cet âge (cf. Boule et Thevenin [1920, p. 34]). De plus, la section des incisives de Llano Chico est ovale et correspond à 60×47 mm comme diamètres perpendiculaires mesurés au niveau atteint par le fond de la cavité pulpaire. Enfin, et c'est là le point intéressant, ces pièces présentent sur la face supéro-externe une bande d'émail de 15,5 mm de largeur maxima. La surface en est rugueuse, craquelée, ornementée de quelques sillons longitudinaux et la coupe laisse voir les prismes structuraux caractéristiques. Il faut noter que, vers le fond de l'alvéole, la bande d'émail s'étrécit par l'individualisation de filets latéraux qui disparaissent progressivement vers l'extrémité proximale. De sorte que cette bande, qui couvre 4 cannelures de l'ivoire sous-jacent près du bord brisé, n'en occupe plus que 3, puis 2, puis 1 quand on va vers la base, et finalement la bande est pratiquement inexistante au fond de l'alvéole. Il est probable que, dès cet âge, la sécrétion de l'émail était très réduite et que, peu après, elle devait s'interrompre définitivement. Par ailleurs l'émail antérieurement formé devait disparaître par l'usure avant l'âge adulte, où l'on n'en observe aucun vestige. Il s'agit évidemment d'une persistance éphémère d'un caractère

primitif. Je ne lui donne pas une valeur taxonomique primordiale, car la rareté des exemplaires juvéniles explique peut-être qu'on ne l'ait pas observé chez les vrais *Stegomastodon*. Il convient cependant de remarquer que ce caractère n'est pas apparent ni signalé chez un jeune *St. platensis* étudié par A. Cabrera [1929 b, fig. 8], et dont l'âge est comparable à celui de l'individu de Llano Chico. Par contre, nous verrons que la bande d'émail s'observe chez de jeunes défenses trouvées au NE du Brésil et au N de l'Argentine ; j'avais cru d'abord [1950 b] qu'il s'agissait pour cette raison de représentants de *Haplomastodon* ; mais nous verrons qu'il est plus vraisemblable qu'on ait affaire à un *Stegomastodon* (sous-genre non dénommé).

Les mandibules adultes et subadultes ne présentent aucune trace d'incisives inférieures ou d'alvéoles de dents caduques. A ce sujet, F. Spillmann [1931, p. 89] s'exprime ainsi : « ... les alvéoles des incisives inférieures manquent complètement dans la forme d'Alangasi, mais je les connais comme formation rudimentaire dans une mandibule subfossile provenant de Tumbaco (hacienda La Tola) ». Il est probable que cette pièce correspond à une branche mandibulaire des collections de l'Université centrale qui porte la provenance de Tumbaco. Elle est très bien fossilisée et me paraît correspondre au 3^e Interglaciaire, où j'ai moi-même récolté des restes de Mastodontes dans ce gisement. Mais elle a perdu sa partie antérieure et je ne peux donc pas contrôler le caractère mentionné par F. Spillmann.

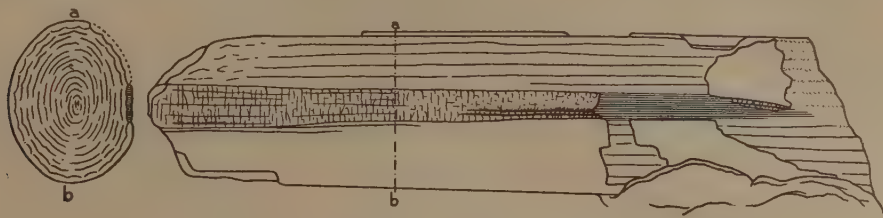


FIG. 46. — *H. Chimborazi* (PROAÑO). EPN, V. 1980, base de la défense d'un jeune individu. $\times 2/5$.
Q. Los Milagros, Llano Chico (Pichincha), coll. C. Reyes.

D'une façon générale, les dents molariformes ressemblent beaucoup à celles de *C. hyodon*. Elles s'en distinguent surtout par une tendance à la disposition alternante entre prétritrites et posttritrites, observable dans les arrière-molaires. En outre leurs dimensions, pour une catégorie donnée, dépassent en général celles atteintes par le Mastodonte de Tarija.

Je ne connais pas Dp².

La dent suivante, Dp³, est représentée par deux exemplaires qui accusent 56 et 57,3 de long sur 42,7 et 47,5 de large. La plus petite pièce, moyennement usée, provient de Calderón. Elle est trilophodonte et présente un bourrelet antérieur et un autre postérieur. Les figures d'usure appartiennent au type à simples trèfles, mais d'une façon générale, l'émail est assez plissé même dans les posttritrites. La vallée externe, entre le premier lobe et le second, présente un bouton marginal. L'autre dent, qui provient d'Alangasi, est beaucoup plus usée. Elle est plus carrée par suite d'une largeur plus grande. Sa figure d'usure ressemble beaucoup à celle qui apparaît dans une dent homologue de *Mastodon Pentelici* figurée par A. Gaudry [1878, fig. 241] : les deux lobes de la troisième colline, probablement peu séparés en profondeur, se sont réunis en une seule cuvette d'usure ; ceux de la seconde sont quelque peu décalés, l'interne étant un peu plus antérieur que l'externe. On distingue également un tubercule marginal sur le bord externe entre les deux premiers lobes.

Un exemplaire de la dernière dent de lait, Dp⁴, mesure 100 $\times$ 68. Elle est trilophodonte, avec un bourrelet postérieur. Elle se distingue des vraies molaires par sa taille plus faible et par son émail nettement plus plissé.

La première molaire définitive, M¹, mesure, dans une dent vierge, 115 $\times$ 76. Ces dimensions concordent avec celles du type de « *B. postremus* », où la dent homologue, après une usure avancée, mesure 100 $\times$ 80 d'après F. Spillmann. Par contre, elles sont nettement plus fortes que chez *C. hyodon*, où les chiffres limites que j'ai pu relever ne dépassent pas 108 pour la longueur et 72 pour la largeur. La dent a encore trois lobes, avec en arrière quelques tubercules formant un talon rudimentaire. Elle est à simples trèfles, mais quelques tubercules accessoires bas, placés dans les vallées, peuvent simuler un double trèfle dans la dent très usée.

La seconde molaire M² mesure 155 $\times$ 90 chez le type de « *B. postremus* ». Dans une dent très usée, je trouve 133 $\times$ 97. Là encore il y a concordance entre les échantillons équatoriens, qui sont plus forts que les pièces homologues de *C. hyodon* surtout en ce qui concerne leur largeur. La dent est généralement à simples trèfles typiques comme on peut le voir dans la figure de « *B. postremus* » donnée par F. Spillmann.

La dernière molaire M³ est, comme de coutume, davantage variable dans ses dimensions. J'ai trouvé pour ma part, comme chiffres extrêmes, 170 à 194 pour la longueur et 87 à 103 pour la largeur maxima, celle-ci se situant généralement à la 3^e colline. La plus faible longueur et la plus grande largeur correspondent à des pièces usées. Le type de l'espèce entre dans cette marge. Je crains, par contre, que l'estimation de la longueur de la même dent chez le type de « *B. postremus* », donnée par F. Spillmann et qui serait de 224, ne soit exagérée :

une erreur à ce sujet est très possible car la dent en question était presque entièrement logée dans l'alvéole. Cette arrière-molaire s'étrécit plus nettement vers l'arrière que la dent correspondante de la mandibule ; elle est moins incurvée latéralement ; enfin, sa surface d'usure tend à être convexe au lieu de franchement concave. La dent présente 4 collines bien nettes et un talon qui parfois atteint presque l'importance d'une 5^e colline un peu réduite, avec quelques petits tubercules en arrière. Toutes les collines sont relativement basses, et, vues de profil, se montrent légèrement déjetées vers l'avant (fig. 47 A) ; ces caractères s'opposent à ceux que nous trou-

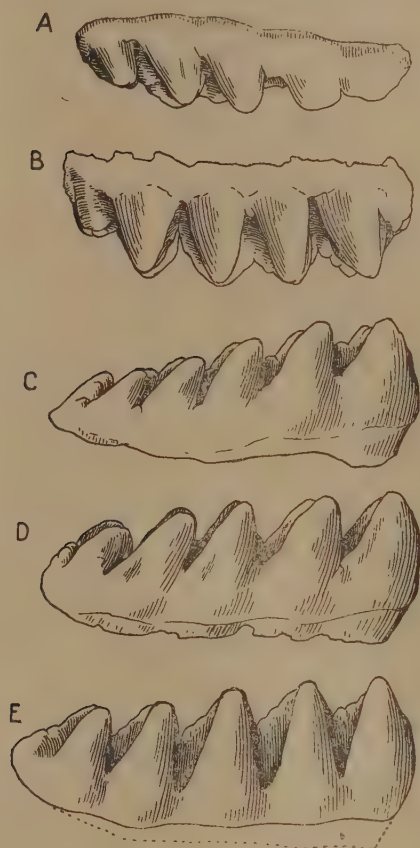


FIG. 47. — *Haplomastodon*. Comparaison du profil des collines de M3 supérieures droites (face externe) et inférieures gauches (face interne) chez deux espèces équatoriennes. $\times 1/4$.

A, C, D : *Haplomastodon Chimborazi* (PROAÑO) (A : V. 1238 ; C : V. 1243 ; D : V. 3038), Puninien d'Alangasi (Pichincha). — B, E : *Haplomastodon (Aleamastodon) guayasensis* nov. sp. (B : V. 2010 ; E : V. 161), Carolinien, La Carolina (Guayas). Coll. H. et R. Hoffstetter. $\times 1/4$.

verons chez la forme littorale équatorienne. Les quatre premiers lobes internes s'usent nettement en forme de trèfles ; les externes, formés de deux, parfois trois cônes accolés transversalement, dessinent un ovale allongé qui peut passer à un trèfle rudimentaire dans les dents très usées, ce qui semble être le cas du type de Proaño d'après les figures de 1903.

Les dents de lait inférieures sont encore inconnues.

La première molaire M_1 atteint 110×68 chez le type de « *B. postremus* ». Ces dimensions peuvent être dépassées. Elles sont plus fortes que chez *C. hyodon* où la longueur la plus grande observée est de 105 et la largeur 59. La dent est à 3 lobes avec un petit talon postérieur généralement formé de 2 tubercules. On observe souvent des boutons marginaux dans les vallées internes. L'usure est typiquement à simples trèfles.

M_2 varie de 121 à 138 pour la longueur et de 80 à 84 pour la largeur. Elle ressemble à la précédente avec un bourrelet antérieur et un talon postérieur mieux marqués. Les collines sont basses et déjetées vers l'avant. On observe des boutons marginaux plus ou moins développés et qui sont particulièrement marqués dans l'exemplaire d'Alangasi figuré par H. F. Osborn [1936, fig. 552 en bas] (voir ici Pl. VII, fig. 4) et considéré par erreur comme une M_1 . L'usure est normalement à simples trèfles, mais elle peut montrer des trèfles rudimentaires, comme par exemple chez le type de « *B. postremus* ».

La dernière molaire inférieure M_3 est plus variable encore que la supérieure. La longueur va de 190 à 245, la largeur maximale de 80 à 100. Les échantillons courants répondent approximativement à 220×85 et correspondent, par conséquent, aux plus grandes dimensions atteintes exceptionnellement chez *C. hyodon*. Une assez bonne série permet d'observer des variations (fig. 47 C, D et Pl. VII, fig. 3). La dent apparaît longue et relativement étroite, nettement incurvée, de sorte que son bord externe est concave. Dans l'alvéole, elle est recouverte de cément qui persiste quelque temps dans les vallées. On y compte toujours 5 collines et un talon plus ou moins développé, ce qui permet de la distinguer de celle de *C. hyodon* qui n'est que tétralophodonte. Les collines sont basses et déjetées vers l'avant ; on y observe souvent une tendance à l'alternance entre les lobes externes et internes, surtout dans la partie postérieure. Les prétrites forment des trèfles bien dessinés. Les posttrites, constituées par l'accolement transversal de 2 ou 3 cônes, ne portent qu'exceptionnellement

de petits conules accessoires, très bas, qui ne sont touchés que tardivement par l'usure. On peut observer des variations à ce sujet dans le même gisement, à Alangasi par exemple, ou à Punin.

LA COLONNE VERTÉBRALE. L'atlas est une des pièces les plus caractéristiques de l'espèce et même du genre, puisque c'est sur cette base que je sépare *Haplomastodon* de *Stegomastodon*. Je n'ai pu d'abord en observer que des échantillons incomplets qui montraient des différences marquées avec *Cuvieronius*, mais qui ne paraissaient pas incompatibles avec *Stegomastodon*.

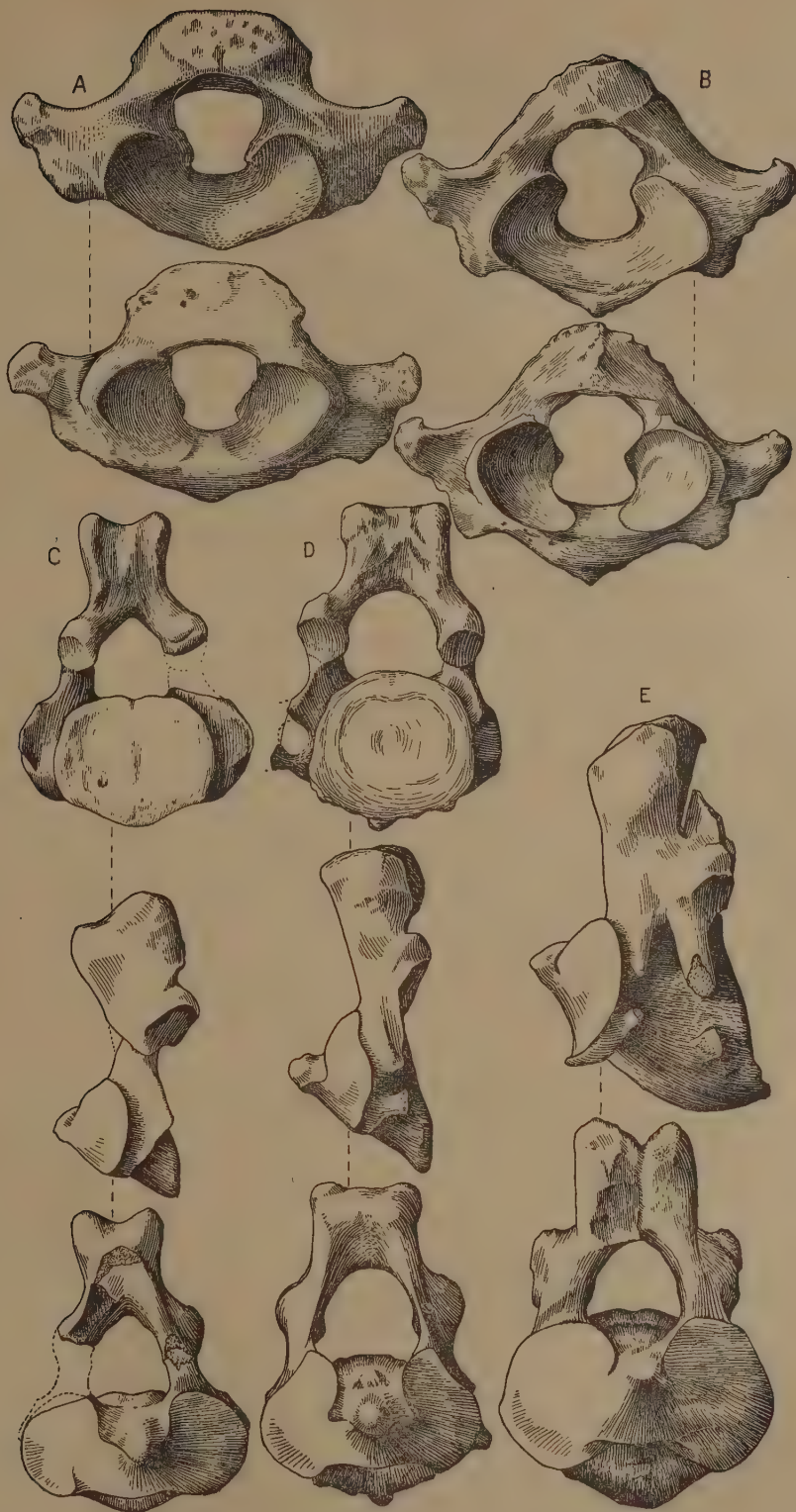


FIG. 48. — A, C : *Haplomastodon Chimborazi* (PROANO). A : EPN, V. 1263, atlas sans trous transversaires, faces post. et ant. Puninien, Hda Sta Ana, Alangasi (Pichincha), coll. C. Carillo et R. Hoffstetter; C : V. 3744, axis sans trous transversaires, faces post., lat. et ant., Puninien, probablement de Punin, coll. Proano ? $\times 1/6$.

B, D, E : *Haplomastodon* (*Aleamastodon*) *guayasensis* nov. sp. B : EPN, V. 2010, atlas du type sans trous transversaires; D : V. 1265, axis avec trous transversaires; E : V. 1287, axis d'un individu âgé, soudé à la 3^e vertèbre cervicale; Carolinien de La Carolina (Guayas), coll. C. Reyes, E. Vorbeck et R. Hoffstetter, $\times 1/6$.

Ce n'est que récemment que j'ai récolté un atlas entier, avec divers restes du même individu en mauvais état (V. 1263, fig. 48 A) dans une quebrada voisine de l'hacienda Santa Ana, près d'Alangasí (gis. 20 h). L'absence de *foramen transversarium*, observée sur cette pièce, m'a semblé si extraordinaire que j'ai cherché à confirmer cette particularité sur d'autres échantillons et à cet effet j'ai exploré systématiquement le matériel entreposé dans les caves de l'Université centrale. J'ai eu la bonne fortune d'y découvrir un atlas sans indication d'origine (fig. 48 bis, en haut), mais qui concorde parfaitement avec la pièce figurée en 1903 dans le matériel original de J. F. Proaño. Il s'agit donc presque certainement d'une partie du type de l'espèce.

Les deux pièces observées ne diffèrent que dans quelques détails, particulièrement dans la morphologie de l'arc neural, mais dans l'ensemble elles présentent le même style et les mêmes caractéristiques importantes. On note dès l'abord, chez l'un et l'autre échantillon, l'absence du foramen transversaire, lequel est, au contraire, très apparent chez les Mastodontes classiques et chez les Éléphants. Le fait qu'on observe le même caractère chez deux échantillons et qu'on retrouve une disposition corrélatrice chez un axis étudié plus loin, prouve qu'il ne peut s'agir d'une anomalie individuelle, laquelle serait d'ailleurs bien extraordinaire. Il s'agit en fait d'un caractère constant et significatif.

Par ailleurs, l'atlas considéré présente quelques particularités morphologiques qui le séparent de ceux de *Cuvieronius* et même de *Stegomastodon*. En particulier les ailes sont plus courtes et plus développées dorso-ventralement ; sur leur bord ventral, elles portent un fort tubercule qui n'apparaît pratiquement pas chez les genres de comparaison. L'arc neural est variable dans sa forme : chez l'exemplaire de Santa Ana, sa face dorsale dessine un trapèze incliné dont le bord supérieur est presque rectiligne ; chez l'autre échantillon, cette même face s'étrécit plus rapidement et se termine en pointe. Il est probable qu'il s'agit là d'une simple variation individuelle. Le conduit intervertébral, comme d'habitude, part de la partie supérieure du trou rachidien ; il est relativement court et débouche sur la face dorsale de la vertèbre. On note enfin entre les deux pièces de petites différences dans l'extension des faces articulaires antérieures et postérieures et aussi de celle qui reçoit l'apophyse odontoïde de l'axis, sans qu'il y ait lieu d'accorder trop d'importance à ces variations. Les dimensions sont les suivantes :

	V. 1263	UC
Diamètre transversal total.	375	347 ¹
Diamètre maximum sur les faces articulaires antérieures.	212	208
Diamètre maximum sur les faces articulaires postérieures.	196	199
Hauteur maxima.	223	248
Hauteur du canal rachidien (face antérieure).	82	95

C'est également dans les collections de l'Université centrale que j'ai trouvé diverses pièces éparses, parmi lesquelles figurent des vertèbres subadultes et un axis incomplet (catalogué à l'EPN sous le n° V. 3744, fig. 48 C). Ces fossiles montrent une gangue semblable à celle de Chalán où ont été effectuées anciennement des récoltes pour l'Université ; ils pourraient appartenir à un même individu, et même correspondre au matériel original de J. F. Proaño, comme il a été dit plus haut.

L'axis est particulièrement intéressant, car il est intact dans la partie où normalement devrait se trouver le *for. transversarium*. Or il est visible que l'apophyse transverse est très réduite ; elle dessine une petite lame qui porte un trou nourricier à la base, mais il n'y a aucune indication de foramen transversaire. Les figures 48 D, E montrent qu'au contraire, chez la vertèbre homologue du Mastodonte de la côte équatorienne (d'abord confondu avec celui de la Sierra par

1. La mesure donnée dans Anonyme [1903], qui concerne apparemment le même échantillon, est de 0,36 m, ce qui est assez concordant.

H. F. Osborn, puis par moi-même), l'apophyse transverse est beaucoup plus développée et est perforée à la base par un *for. transversarium* typique. Cette particularité de l'axis de *Haplo-mastodon Chimborazi* ne se retrouve pas dans les vertèbres cervicales postérieures : toutes les pièces que j'ai pu observer, et qui semblent inclure la 3^e, possèdent un gros trou transversaire.

Ceci nous démontre que, chez *Haplo-mastodon s. s.*, l'artère vertébrale suivait un trajet inusité. On sait que normalement, chez les Proboscidiens classiques et chez la plupart des Mammifères, cette artère traverse la base des apophyses transverses des vertèbres cervicales, y compris l'atlas, et pénètre ensuite dans le crâne par le *for. magnum*. Au contraire, chez *Haplo-mastodon s. s.*, il semble que la même artère, après avoir traversé le *for. transversarium* des vertèbres cervicales

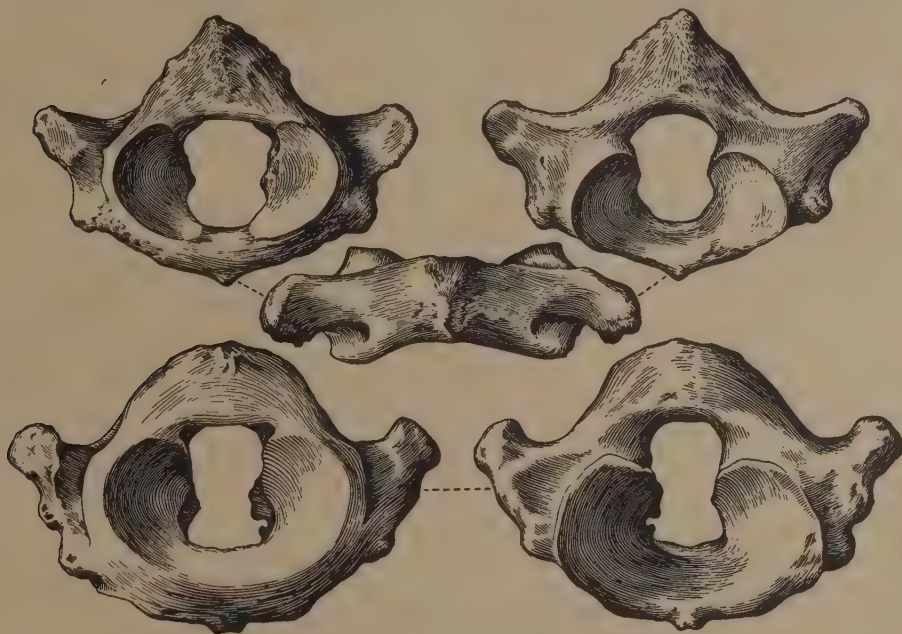


FIG. 48 bis. — Atlas de *Haplo-mastodon*. $\times 1/6$.

En haut : *H. Chimborazi* (PROAÑO). UC, faces ant., dors. et post., partie du type du Puninien de Chalán, Punín, coll. Proaño.

En bas : *H. (Alemastodon) guayasensis* nov. sp. EPN, V. 3835, faces ant. et post., individu âgé du Carolinien de La Carolina, coll. C. Reyes et E. Vorbeck.

postérieures, ait pénétré dans le canal rachidien par le trou intervertébral qui sépare l'axis de la 3^e vertèbre cervicale. C'est là une disposition très spéciale. On doit l'interpréter comme une différenciation particulière, apparue dans un rameau qui, par ailleurs, se rapproche beaucoup de *Stegomastodon*.

L'axis de *H. Chimborazi*, comparé à celui de *H. (A.) guayasensis*, présente d'autres particularités, dont l'importance est plus secondaire, et qui peuvent d'ailleurs s'expliquer en partie par des variations individuelles. La pièce est plutôt petite mais concorde avec les deux atlas précédents. Le corps est relativement bas et large, et les faces articulaires antérieures sont corrélativement plus étendues en largeur et moins en hauteur. Le canal neural est plutôt étroit et haut. L'apophyse épineuse est plus large, mais très développée antéropostérieurement ; sa face dorsale tombe nettement vers l'avant. Les principales dimensions sont les suivantes :

Hauteur totale.....	276	Diamètre des faces articulaires antérieures.....	209
Hauteur du corps vertébral.....	115	Hauteur du canal neural (face postérieure)...	71
Largeur du corps vertébral.....	143		

Diverses vertèbres isolées, pour la plupart incomplètes, appartiennent aux régions cervicale, dorsale, lombaire et sacrée. Elles n'offrent pas de particularités notables.

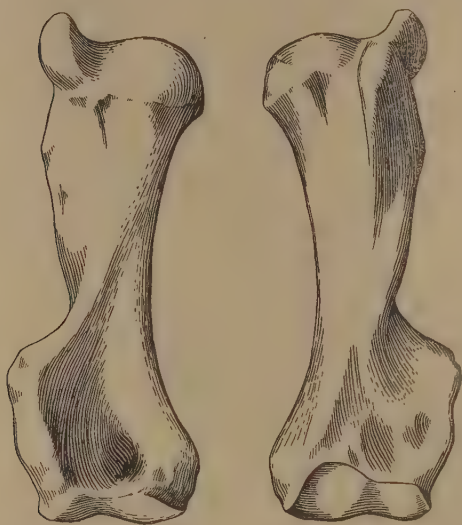


FIG. 49. — *H. Chimborazi* (PROANO). UC. 2. Humérus gauche (probablement de l'exemplaire type). $\times 1/10$ environ. Chalán, Punin (Chimborazo).

vers l'extérieur. On s'en rendra compte dans la vue frontale de l'os (fig. 49) et plus encore dans la fig. 50 qui représente la partie distale vue perpendiculairement à la surface de l'expansion ; notons que l'importance de celle-ci, qui n'a pas été signalée par F. Spillmann, est apparente dans la photographie d'ensemble du type de « *B. postremus* » [H. F. Osborn, 1936, fig. 533] comme aussi dans le *Masthodon Chimborazi* de J. F. Proaño [Anonyme, 1903, fig. 2]. Enfin, on remarque que, dans l'articulation distale, la surface du condyle externe est peu étendue vers le haut. Dans l'ensemble, l'os offre beaucoup d'analogie avec celui de *St. superbus* [A. Cabrera, 1929b, fig. 32]. Ses dimensions sont les suivantes :

Longueur totale.....	790
Longueur à partir de la tête articulaire.....	754
Largeur proximale.....	234
Largeur distale maxima, à la hauteur de l'épitrachée....	270
Largeur de l'articulation distale.....	211

F. Spillmann a donné 740 comme longueur de l'humérus du type de « *B. postremus* », ce qui est concordant si l'on tient compte de l'âge subadulte de cet exemplaire.

On voit, d'autre part, que la taille de l'adulte est tout à fait comparable à celle de *H. (A.) guayasensis* de la zone côtière équatorienne, et de *St. platensis* de l'Argentine ; mais il serait nécessaire de pouvoir comparer des moyennes. La forme puninienne est en tout cas plus forte que *C. hyodon* de Tarija, dont l'humérus ne dépasse pas 750 dans un lot de 12 échantillons complets étudiés par M. Boule.

SQUELETTE DES MEMBRES ET DES CEINTURES. Les collections équatoriennes comprennent très peu de pièces complètes des membres de *Haplomastodon s. s.*, ce qui rend d'autant plus regrettable la destruction du type de l'espèce et de celui de « *B. postremus* ».

L'omoplate n'est représentée que par des fragments subadultes ; un exemplaire incomplet mesure 175×110 comme diamètres de la surface articulaire de la cavité glénoïde.

Deux bons échantillons d'humérus figurent dans les collections de l'Université centrale. Ils portent la provenance de Chalán et appartiennent apparemment à un même individu : il est fort possible qu'il s'agisse d'une partie du matériel type de l'espèce. Comparés à ceux de l'espèce côtière, *H. (A.) guayasensis*, ils se distinguent d'abord par un aspect un peu moins lourd, dû à la moindre puissance de la crête deltoïde.

Leur expansion distale est au contraire plus grande, c'est-à-dire que la crête supinatoire s'étend davantage



FIG. 50. — Comparaison des extrémités distales des humérus vues perpendiculairement à l'expansion externe. $\times 1/9$.

A gauche : *H. Chimborazi* (PROAÑO), UC. 2, probablement type, Chalán, Punin (Chimborazo). — A droite : *Haplomastodon (Acanmastodon) guayasensis* nov. sp., EPN, V. 165. La Carolina (Guayas).

Je ne connais du cubitus que des fragments ou des échantillons jeunes sans épiphyses. Ils ne se différencient pas d'une manière sensible de ceux de la forme littorale équatorienne. La longueur de cet os dans l'exemplaire type serait 0,76 m d'après la publication anonyme de 1903. Celle que donne F. Spillmann pour « *B. postremus* », 566 mm., me paraît étrange car elle est inférieure à celle du radius du même individu ; probablement l'auteur n'a-t-il pas tenu compte de l'olécrâne.

Je n'ai en mains aucun radius complet, mais seulement des extrémités articulaires qui n'offrent rien de particulier. Les longueurs de cet élément, données par F. Spillmann, sont 670 pour le type de l'espèce et 630 pour l'exemplaire subadulte d'Alangasi.

Un bon nombre d'os du carpe, du métacarpe et des doigts figurent dans nos collections, pour la plupart sous forme d'exemplaires isolés. L'absence de matériel de comparaison ne me permet pas de mettre en évidence leurs possibles particularités.

Ce n'est qu'avec doute que je rapporte à cette espèce un demi-bassin gauche (V. 1249, fig. 51), trouvé dans la quebrada Colorada. Les dimensions sont les suivantes :

Longueur totale, de l'ischion à l'ilion.....	890
Largeur maxima de l'ilion (un peu incomplet).....	670 a
Diamètres de la cavité cotyloïde.....	135 × 135
Diamètre du col de l'ilion.....	130
Diamètres du trou obturateur.....	170 × 98

Dans l'ensemble ces dimensions me paraissent faibles et s'accorderaient plutôt avec *C. hyodon*.

Mais la pièce présente des différences avec la figure donnée par M. Boule [1920, fig. 20]. En particulier l'ilion paraît plus étendu transversalement mais moins dans le sens longitudinal, surtout en ce qui concerne l'aîle qui s'articule avec le sacrum. L'ischion et le pubis sont allongés mais la symphyse est plutôt courte. Il est difficile, sur une pièce isolée, de donner de ces caractères une interprétation précise.

Les fragments de fémur observés ne donnent pas une idée complète de l'élément, mais rappellent la morphologie de *Stegomastodon*. F. Spillmann donne 890 de longueur pour l'os de « *B. postremus* » ; on peut penser que l'animal adulte dépassait quelque peu 900 pour cette dimension.

Au sujet du tibia, dont je ne connais pas d'exemplaire complet, il faut remarquer que F. Spillmann donne une longueur totale de 500 pour le type de Punín et 505 pour le fossile d'Alangasi. Il est peu probable que le premier chiffre corresponde vraiment à l'échantillon de J. F. Proaño, dont les autres dimensions sont toutes plus fortes que celles du type de « *B. postremus* ». D'après la taille de son humérus, on peut s'attendre pour le fossile de Chalán à un tibia de 600 à 650, à moins que l'espèce puninienne ne soit caractérisée par un tibia relativement court, comme semblerait l'indiquer l'exemplaire d'Alangasi ; le chiffre de 0,57 m, donné par J. F. Proaño [1894] et Anonyme [1903] pour le tibia du type de l'espèce, paraît confirmer ce caractère ; mais les mesures données par cet auteur paraissent très approximatives. De toute façon, il faudrait d'autres trouvailles et d'autres mesures contrôlées pour confirmer ce point.

Des fragments de péroné offrent une morphologie banale. L'os entier, chez le type de « *B. pos-*

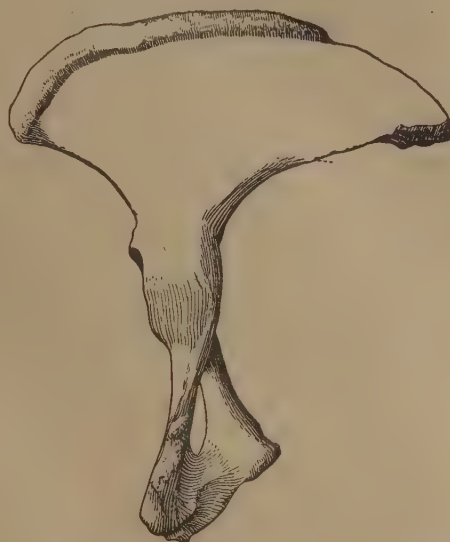


FIG. 51. — ? *Haplomastodon Chimborazi* (PROAÑO). EPN, V. 1249, moitié gauche du bassin. × 1/10. Q. Colorada, Punín (Chimborazo), coll. C. Reyes.

tremus », avait une longueur de 480 selon F. Spillmann, chiffre qui devait être dépassé chez l'adulte, mais qui paraît relativement faible.

Il m'est impossible de faire une étude de détail du pied, dont divers éléments me sont connus, par manque de matériel de comparaison.

Sous-genre *Aleamastodon* nov.

- = *Mastodon* (part.) Wolf [1892], Clavery [1925], Spillmann [1938], nec CUVIER 1817 (Règne animal, p. 232).
- = *Mastodon* (*Bunolophodon*) SPILLMANN [1948], nec *Bunolophodon* VACEK 1877 (*Abh. geol. Reichsanst.*, Bd. 7, 4, p. 45).
- = *Cuvieronius* (part.) OSBORN in Frick [1933], Osborn [1936], nec OSBORN [1923].
- = *Stegomastodon* (*Haplomastodon*) (part.) HOFFSTETTER [1950 b, p. 37 et suiv.].

SUBGÉNOTYPE : *Haplomastodon* (*Aleamastodon*) *guayasensis* sp. nov.

DIAGNOSE : Caractérisé à l'intérieur du genre *Haplomastodon* par son axis muni de trous transversaires.

Haplomastodon (*Aleamastodon*) *guayasensis* sp. nov.

Fig.-texte 47, 48, 48 bis, 50, 52-58 et Pl. VII, fig. 6 à 9.

- = *Mastodon Andium* CUVIER. Wolf [1892, p. 286-287] nec CUVIER [1824].
- = *Cuvieronius humboldti* (CUVIER) (part.). Osborn in Frick [1933, p. 629, fig. 29 A (AM. 28293)], nec CUVIER in Fischer [1814].
- = *Cuvieronius ayorae* (SPILLMANN) (part.). Osborn [1936, p. 584, fig. 535 (AM. 28293)] nec *Bunolophodon Ayorae* SPILLMANN [1931].
- = *Mastodon* sp. SPILLMANN [1938, p. 385; 1942].
- = *Mastodon* (*Bunolophodon*) *ayorae* SPILLMANN [1948, p. 236] nec SPILLMANN [1931].
- = *Stegomastodon* (*Haplomastodon*) *Chimborazi* (PROAÑO) (part. : matériel du littoral) Hoffstetter [1950 b, p. 37-40, fig. 1 B, 4, 5] nec *M* [Chimborazi] PROAÑO [1922].

MATÉRIEL :

Type : EPN, V. 2010 (récoltes H. et R. Hoffstetter 1948-49, C. Reyes et E. Vorbeck 1950) : fragments d'une défense, partie du palais avec M² et M³ des deux côtés, débris du crâne ; atlas et diverses vertèbres ; nombreuses côtes ; les deux omoplates ; cubitus gauche ; radius droit ; unciforme ; trapézoïde ; fémur droit ; rotule ; tibia et péroné gauches ; entocunéiforme ; naviculaire ; 3 métapodes.

Paratypes : EPN, V. 162 : défense supérieure droite et pointe de la gauche.

- V. 160 : mandibule incomplète adulte, avec M₃ droite ;
- V. 161 : mandibule subcomplète avec M₂-M₃ des deux côtés ;
- V. 3835 : atlas d'un individu âgé ;
- V. 165 : humérus gauche ; V. 172 : cubitus gauche ;
- V. 1301 : magnum droit ; V. 1303 : lunaire droit ; V. 3914 : pyramidal gauche ;
- V. 168 : fémur droit ;
- V. 1319 : calcaneum ; V. 1320 : astragale droite.

Matériel rapporté à la même espèce :

- 1) De La Carolina (gis. 34). EPN : une défense juvénile (V. 1266), deux M³ vierges (V. 163), deux jugaux (V. 3668-3669), une mandibule incomplète avec M₃ droite (V. 1269), processus condyloïde de mandibule droite (V. 1261), M₁d (V. 1265), Dp₄ d (V. 1242), nombreuses vertèbres et côtes, fragments d'omoplates (V. 1270, 1275), humérus (V. 166, 3845, 3848), cubitus (V. 1273, 1288), radius (V. 1294, 1292, 3839), fragment de bassin (V. 1274), fémurs (V. 170, 2009, 3846), rotule (V. 1272), tibias (V. 177, 169, 171, 173, 3847), fragments de péronés (V. 1289, 1290, 1291, 1317), lunaires (V. 1302, 1299), magnum (V. 1300), astragale (V. 1321), divers métapodes et phalanges.

- UC : M₃ gauche, fragment de M³ droite ;
- FCG : mandibule fragmentée, morceaux de défenses ;
- MMG : diverses molaires et fragments d'os longs ;
- AEC : branche mandibulaire gauche incomplète, avec M₃ ;
- Coll. Fabre (La Libertad) : une M³.

- 2) De Santa Lucia (gis. 37). FCG : mandibule fragmentée, avec M₂ et M₃.

- 3) De Puná (gis. 39). FCG : une M₁ droite et fragments de molaires.

HISTORIQUE. — Les Mastodontes de la zone côtière équatorienne sont à l'origine des légendes sur les géants qui auraient habité cette région.

Leur présence dans les gisements de la péninsule de Santa Elena et dans la vallée du río Daule est mentionnée par T. Wolf [1892, p. 286-287], mais cet auteur attribue d'une façon erronée leurs restes à « *Mastodon Andium* ».

En 1925, E. Clavery signale la trouvaille d'un beau crâne de Mastodonte, faite par E. Maulme à Santa Elena. Il est vraiment regrettable que cette pièce exceptionnelle n'ait pas laissé de traces, car on ne connaît pas encore de crânes complets de l'espèce littorale.

Les fouilles effectuées par J. C. Blick et Ch. Falkenbach de l'American Museum, en décembre 1930, ont permis la récolte de quelques dents et d'une branche mandibulaire de ce Mastodonte. Ces pièces, ramenées à New-York, sont énumérées et l'une d'elles est figurée par Ch. Frick [1933, p. 629, fig. 29 A, part.], sous le nom de *Cuvieronius humboldti* (FISCHER), d'après une détermination de H. F. Osborn. Ce dernier auteur [1936, p. 534, fig. 535, p. 573] rapporte finalement ces restes à l'espèce de Punín, qu'il nomme *Cuvieronius ayorae* (SPILLMANN).

Entre temps, F. Spillmann effectuait quelques récoltes dans le gisement de La Carolina. Il signale l'existence d'un *Mastodon* dans ses écrits de 1938 et 1942. En 1948, il le rapporte à l'espèce andine « *Mastodon (Bunolophodon) ayorae* SPILLMANN ».

Diverses pièces sont également recueillies au cours du creusement de puits de pétrole par les ingénieurs des Compagnies pétrolières et par des particuliers, entre lesquels il faut citer le nom de S. Orbe.

Les gisements de Puná et du río Daule fournissent également des restes d'un Mastodonte qui ne semble pas séparable spécifiquement.

A partir de 1946, j'ai personnellement effectué quelques fouilles dans la région de La Carolina, fouilles qui ont été complétées récemment par mes collaborateurs C. Reyes et E. Vorbeck. De nombreux restes ont été ainsi récoltés, en particulier ceux de l'individu type de l'espèce.

J'ai d'abord désigné ce Mastodonte sous le nom de *Stegomastodon* sp., appellation justifiée par la forme des défenses et les détails morphologiques des os longs. Mais ses molaires à simples trèfles le séparent des vrais *Stegomastodon*. En 1950 [Hoffstetter 1950 b], j'ai cru pouvoir me ranger à l'opinion de H. F. Osborn, en remarquant que l'espèce côtière est pratiquement identique à celle de la Sierra équatorienne, et qu'on pouvait la désigner provisoirement comme *St. (Haplo-mastodon) Chimborazi* (PROAÑO), jusqu'à ce qu'un matériel plus complet mette éventuellement en évidence des différences constantes : c'est donc sous ce nom que j'ai figuré en 1950 trois dents provenant du gisement de La Carolina.

En fait, on ne peut nier l'existence de nombreux traits communs entre les espèces du Pléistocène supérieur de la côte et de la sierra équatoriennes. L'une et l'autre sont des Anancinés munis de molaires à simples trèfles. Toutes deux, comme le révèlent des trouvailles récentes, possèdent un atlas privé de trous transversaires, ce qui les place dans le genre *Haplo-mastodon*. Mais l'axis de l'espèce littorale se distingue de celui de *H. Chimborazi* par la présence de trous transversaires. J'attribue à cette différence une valeur subgénérique, de sorte que la forme carolinienne sera décrite ici sous le nom de *Haplo-mastodon (Aleamastodon) guayasensis* subgen. et sp. nov.

DISTRIBUTION ET AGE GÉOLOGIQUE. — D'après les récoltes faites jusqu'à présent, l'aire de répartition de l'espèce comprend la péninsule de Santa Elena, la vallée moyenne et inférieure du río Daule et l'île de Puná.

Le seul gisement bien daté, celui de La Carolina, appartient au Pléistocène supérieur (Carolinien). On peut donc admettre que *H. (A.) guayasensis* était pratiquement contemporain de *H. (H.) Chimborazi*, le premier appartenant à la faune tropicale et le second à la faune andine.

Les autres gisements sont certainement pléistocènes, mais ne permettent pas de préciser le niveau géologique exact.

DESCRIPTION. — **LE CRÂNE ET LA DENTITION SUPÉRIEURE.** Aucun crâne complet n'est connu. J'ai cependant récolté un fragment postérieur assez important appartenant à un individu adolescent. Sa forme se distingue clairement de celle de *Cuvieronius* et concorde avec celle d'un Ananciné de même âge. Le crâne du type, subadulte, est complètement brisé; les seules dimensions qu'on puisse en donner sont les suivantes :

Largeur mesurée sur les bords externes de M^2 (en usage) : 350.

Largeur minima entre les bords internes des M^2 (en usage) : 150.

On remarquera que ces chiffres dépassent ceux du type de *H. Chimborazi*, d'après les mesures de F. Spillmann [1931] ; mais cette différence n'est pas très significative et il est probable que les marges de variations respectives se superposaient en partie, avec une moyenne plus forte pour *H. (A.) guayasensis*.

On trouve fréquemment dans le gisement de La Carolina des fragments de défenses, mais rarement des pièces complètes. La meilleure de celles-ci (V. 162, fig. 52) est une défense droite d'un

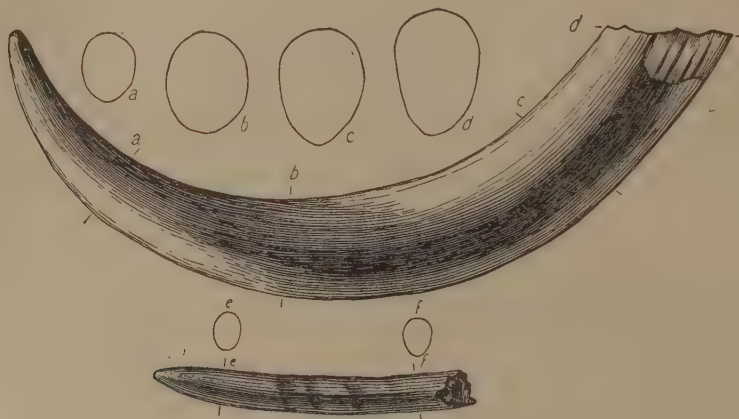


FIG. 52. — *Haplomastodon (Aleamastodon) guayasensis* nov. sp. Défenses. $\times 1/12$ env.

En haut : V. 162, défense adulte de mâle. Coll. R. Hoffstetter.

En bas : V. 1266, défense de jeune. Coll. Spillmann. La Carolina (Guayas).

mâle adulte, accompagnée de la pointe de la défense gauche du même individu. La pièce est conservée depuis l'extrémité jusqu'à la base. Elle frappe par son aspect fort et trapu. Elle a une forme régulièrement courbée vers le haut, sans torsion hélicoïdale. Sa longueur totale, mesurée sur la courbure convexe, est de 1.790 ; en ligne droite, la pointe est à 1.320 mm du bord extrême de la base. La dent est très puissante ; son plus grand diamètre vertical, mesuré perpendiculairement à l'axe, est de 216 ; son diamètre transverse à la base, 156. Le grand axe de l'ouverture pulpaire, qui est oblique par rapport à l'axe de la dent, mesure 253. La section est franchement ovale ; vers la base, la plus grande largeur se situe au tiers supérieur et le flanc interne est quelque peu aplati ; la grosseur diminue progressivement vers la pointe, en même temps que le contour se régularise pour devenir elliptique. La surface de la défense présente dans la partie proximale des ondulations annulaires à peine perceptibles. Il n'y a aucune trace d'émail.

La défense du type de l'espèce (V. 2010), extrêmement friable à la suite d'une longue exposition à la surface, présentait une forme comparable, mais des dimensions moindres : il s'agit apparemment d'un mâle subadulte.

Une autre pièce, appartenant à la collection Spillmann (V. 1266, fig. 52), correspond à un animal jeune, probablement une femelle. Il s'agit d'une défense droite, quelque peu incomplète

à la base. Elle est presque rectiligne et sa section est ovale. La pièce mesure 610 de long, 70 de plus grand diamètre vertical et 56 de plus grand diamètre transversal. On n'y observe pas de bande d'émail. Il semble donc que, comme chez *St. platensis*, les jeunes animaux avaient des défenses pratiquement sans courbure, mais il ne m'est pas possible de savoir si cette forme pouvait être conservée jusqu'à l'état adulte chez les femelles, comme cela se produit chez l'espèce argentine. Par ailleurs, je n'ai pas pu observer de défense assez jeune pour contrôler la présence éventuelle d'une bande d'émail dans les premiers stades. Ce caractère, que j'ai signalé chez *H. Chimborazi*, est également présent chez des Anancinés du NE du Brésil et du N de l'Argentine ; il pourrait exister chez *Aleamastodon*.

Les dents de lait supérieures et la première molaire de la seconde dentition sont encore inconnues.

La deuxième molaire M^2 est bien illustrée par l'échantillon type (fig. 53, 54 C et Pl. VII, fig. 6). Elle mesure 141 de long sur 101 de largeur maxima, de sorte qu'elle dépasse par ses dimensions tous les échantillons connus de *H. Chimborazi* ; mais le matériel est insuffisant pour fixer les limites de variations. Elle est, comme de coutume, trilophodonte, avec un bourrelet antérieur et un talon formé de petits tubercules. L'usure, déjà avancée, est cependant encore typiquement à simples trèfles, malgré l'existence de quelques conules accessoires dans les vallées. Les boutons marginaux sont extrêmement rudimentaires.

Je connais une bonne série d'arrière-molaires supérieures (fig. 47 B, 53 et Pl. VII, fig. 6, 7). Leurs longueurs varient de 173 à 207 et leurs largeurs de 91 à 110. On notera l'importance de la variation en largeur, qui tient au fait que le cingulum est plus ou moins développé. On compte 4 collines toujours élevées et presque verticales ; les demi-collines sont opposées et l'usure est normalement à simples trèfles. Le talon est généralement constitué par 3 cônes accolés ; son importance est variable et peut atteindre le même développement que chez *H. Chimborazi* ; mais, dans la dent vierge, sa hauteur relative est assez réduite, à cause de l'élévation plus forte des collines antérieures, dont il ne dépasse pas la moitié de la hauteur.

LA MANDIBULE ET LA DENTITION INFÉRIEURE. A voir les pièces réunies dans notre collection, on est frappé par la forte variation de taille des mandibules. Ce n'est pas seulement une question d'âge, car deux pièces parfaitement adultes (V. 160, fig. 54 B et V. 1269, fig. 55), où la dent en usage est M_3 très usée, accusent des dimensions extrêmes. Cette différence est impressionnante quand on considère, non les dimensions linéaires, mais les masses respectives des deux pièces. C'est au point que j'ai cru pendant un certain temps [Hoffstetter 1950 b, p. 39] à la possible coexistence de deux espèces de tailles différentes. Mais, à considérer les mesures des deux molaires respectives, on trouve des écarts comparables à ceux qui ont été relevés chez d'autres Mastodontes, comme *H. Chimborazi*, *St. platensis* et *C. hyodon*. Je crois en définitive que les pièces extrêmes représentent des mâles robustes et des petites femelles.

La mandibule est assez comparable dans sa forme à celle de l'espèce de Punín. La symphyse est assez courte, plutôt étroite ; elle est plus pointue et davantage recourbée vers le bas chez une

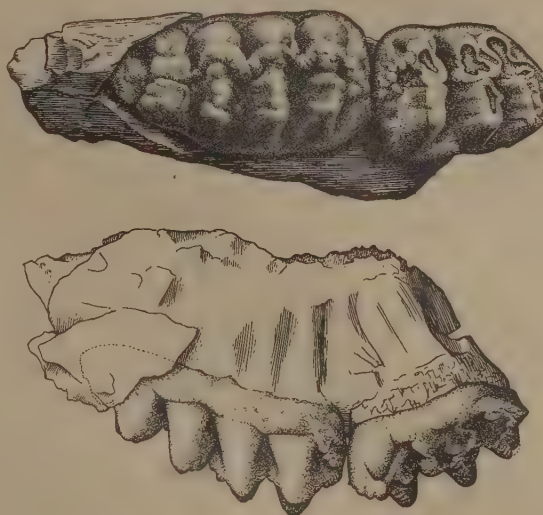


FIG. 53. — *H. (Aleamastodon) guayasensis* nov. sp. Type. EPN, V. 2010. Dents supérieures gauches (M^2 et M^3). $\times 1/5$. La Carolina (Guayas). Coll. H. et R. Hoffstetter.

petite femelle (V. 1269), ce qui concorde bien avec les différences sexuelles observées par E. Nordenskiöld et par M. Boule chez *C. hyodon*. Sur la face interne, le foramen dentaire est situé plus bas que chez *H. Chimborazi* et rappelle quelque peu la disposition de *St. superbus*.



FIG. 54. — *H. (Aleamastodon) guayasensis* nov. sp.

A : EPN, V. 1242, Dp₄ droite. $\times 2/5$. San Raimundo près La Carolina (Guayas), coll. F. Spillmann ; B : EPN, V. 160, mandibule avec M₃ très usée. $\times 1/7$; C : EPN V. 2010, type, M₃ droite. $\times 2/5$; D : EPN, V. 161, mandibule avec M₂ et M₃. $\times 1/7$ env. ; B, C, D. La Carolina (Guayas), coll. S. Orbe, H. et R. Hoffstetter.

De la première dentition inférieure, je ne connais qu'une Dp₄ (figurée [1950 b, fig. 5], et désignée par erreur comme Dp₃). Elle atteint 88 de long et 50 de plus grande largeur au niveau du lobe postérieur. Ses trois collines dessinent des trèfles simples, sans trace de conules accessoires dans les vallées internes, et sans plissement de l'émail. Il existe en outre un talon bien marqué (fig. 54 A). Une photographie d'une dent beaucoup plus usée, trouvée par F. Spillmann dans l'île de

Puná, paraît correspondre aux dimensions 85 sur 55 ; la dent est relativement plus large, mais il s'agit encore vraisemblablement d'une Dp_4 .

M_1 est représentée par plusieurs dents (Pl. VII, fig. 8, 9) dont les longueurs varient de 100 à 107 et les largeurs maxima de 65 à 70. L'usure est toujours à simples trèfles, au moins dans les premiers stades.

Une M_2 accuse 135 sur 83, avec une morphologie semblable à la précédente, sauf le talon qui est mieux marqué. Les boutons marginaux sont inapparents alors qu'ils sont particulièrement nets sur cette dent chez *H. Chimborazi*.

L'arrière-molaire inférieure M_3 a une taille très variable, de 199 à 245 pour la longueur et de 83 à 102 pour la plus grande largeur. On observe 5 collines dont la dernière est assez rudimentaire,

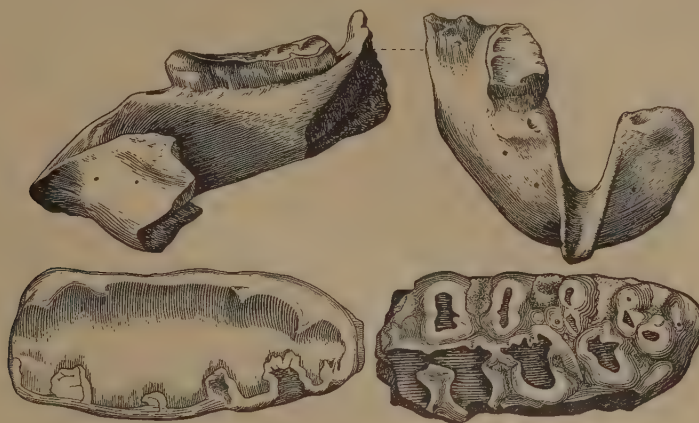


FIG. 55. — *H. (Aeomastodon) guayasensis* nov. sp.

EPN, V. 1269 : mandibule de petite taille avec M_3 très usée, probablement femelle âgée. $\times 1/10$, coll. Spillmann ;
EPN, V. 1269 : deux M_3 de petite taille, probablement de femelles âgées. $\times 1/3$ env. La Carolina (Guayas).

et en outre un petit talon à peine distinct. Les collines, comme dans la dent supérieure, sont plus élevées et plus verticales que chez l'espèce de la Sierra (fig. 47E, 54B, 55). L'usure est à simples trèfles, mais se complique un peu dans les dents très usées.

COLONNE VERTÉBRALE. L'atlas de cette espèce m'est resté longtemps inconnu. En août 1950, C. Reyes et E. Vorbeck, poursuivant l'excavation qui m'avait fourni l'individu type, ont découvert diverses pièces supplémentaires, y compris la première vertèbre (fig. 48B, V. 2010). Il s'agit, comme on devait l'attendre, d'une pièce subadulte dont les conduits intervertébraux ne sont pas encore plafonnés et forment une gouttière visible sur la face antérieure. La même expédition a mis à jour, également à La Carolina, un atlas beaucoup plus puissant, provenant d'un animal très âgé (V. 3835, fig. 48 bis, en bas). Les deux pièces répondent aux dimensions suivantes :

	V. 2010	V. 3835
Diamètre transversal total	357	390
Diamètre maximum des facettes articulaires antérieures.	217	226
Diamètre maximum des facettes articulaires postérieures.	200	238
Hauteur maxima.	233	263
Hauteur du canal rachidien sur la face antérieure.	98	115

On est surtout frappé, dans les deux pièces, par l'absence de trous transversaires, comme chez l'espèce andine. Ce caractère place incontestablement la forme littorale dans le genre *Haplomas-*

odon. La morphologie d'ensemble est d'ailleurs très comparable à celle de l'atlas de *H. Chimborazi*. On note d'assez fortes différences entre les deux échantillons caroliniens (fig. 48 B et 48 bis, en bas), différences qui sont certainement imputables à l'âge. En ce qui concerne la taille, l'exemplaire V. 2010, bien que plus jeune que les deux atlas connus de *H. Chimborazi*, est pratiquement aussi fort; V. 3835 est remarquablement puissant. Ceci confirme les autres observations, selon lesquelles *H. (A.) guayasensis* aurait atteint une taille moyenne un peu supérieure à celle de *H. (H.) Chimborazi*.

L'axis est représenté par deux bons échantillons (fig. 48 D, E) de tailles très différentes. Le plus petit correspond vraisemblablement à une femelle. Le plus gros appartient sans doute à un vieux mâle; il est d'ailleurs complètement ankylosé avec la vertèbre cervicale suivante, la suture étant réalisée à la fois entre les corps vertébraux et les arcs neuraux; il concorde sensiblement avec les dimensions de l'atlas V. 3835. Les dimensions sont les suivantes :

	V. 1265	V. 1287
Hauteur totale.	291	353
Hauteur du corps vertébral.	133	166
Largeur du corps vertébral.	150	201
Diamètre des facettes articulaires antérieures.	202	243
Hauteur du canal neural (face postérieure).	77	73

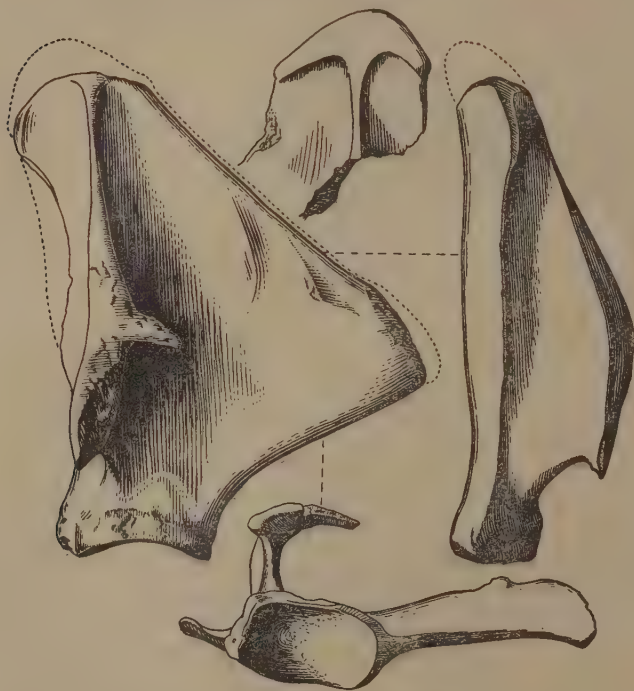


FIG. 56. — *H. (Aleamastodon) guayasensis* nov. sp.

EPN. V. 2010: type, omoplate gauche subadulte. V. 1270: fragment d'omoplate droite adulte. $\times 1/10$. La Carolina (Guayas), coll. H. et R. Hoffstetter.

base des apophyses transverses, bien que celles-ci soient brisées.

Un bon nombre des vertèbres suivantes, cervicales, dorsales, lombaires, sacrées et caudales, figurent dans la collection, et certains échantillons sont remarquablement conservés. Mais leur étude de détail nécessiterait une comparaison directe avec les pièces homologues d'autres espèces, ce qu'il m'est impossible de réaliser ici.

On remarquera que ces pièces sont plus fortes que celles que A. Cabrera attribue à *St. platensis*; la seconde dépasse même celle de *St. superbus*. Mais leurs proportions rappellent plutôt celles de *C. hyodon*, c'est-à-dire que la vertèbre est relativement haute et étroite. Il est à noter que le petit exemplaire présente, en valeur absolue, un canal rachidien plus ample que celui du plus grand, ce qui est sans doute en rapport avec l'âge différent des deux individus.

Comparé à celui de *H. Chimborazi*, l'axis de *H. (A.) guayasensis* est plus fort. Mais surtout il présente d'importantes différences morphologiques qui ont déjà été signalées à propos du sous-genre *Haplomastodon*. On relève en particulier la forme différente du corps et des facettes articulaires. Mais il faut souligner surtout, chez l'espèce littorale, la présence de gros trous transversaires bien observables à la

LE MEMBRE ANTÉRIEUR ET SA CEINTURE. L'omoplate de l'exemplaire type présente un excellent état de conservation (fig. 56). Il s'agit d'un subadulte, de sorte que les cartilages ossifiés qui se soudent chez l'adulte au bord dorsal (*basis scapulae*) ne sont pas conservés ici. Mais des fragments de pièces plus âgées permettent d'en reconstituer la forme. La plus grande longueur de l'os est 750, mesurée depuis le bord cervical de la cavité glénoïde jusqu'à l'extrémité de l'épine de l'omoplate, ce qui doit correspondre à un peu plus de 800 pour la pièce complètement ossifiée. La plus grande largeur, parallèle au bord dorsal, atteint 730. La cavité glénoïde mesure 185×120 comme diamètres perpendiculaires. La morphologie d'ensemble est comparable à celle de *Mastodon americanus* [Osborn, 1936, fig. 125, p. 180]. L'os est largement triangulaire avec une épine extrêmement élevée, comme on peut le voir dans la vue du profil. L'acromion et le métacromion sont un peu détériorés, mais ils se présentaient comme chez le Mastodonte nord-américain.

L'humérus (fig. 57A) est représenté par plusieurs échantillons dont deux complets. Les dimensions sont les suivantes :

	V. 165	V. 3845	V. 3846	V. 166
/Longueur totale.	778			846
Longueur depuis la tête articulaire.	741	748		815
Largeur proximale.	251			263
Largeur maxima distale, sur l'épitrachée.	273	271	277	286
Largeur de l'articulation distale.	214	207	214	214

On voit que ces dimensions encadrent celles de l'humérus de *H. Chimborazi* conservé à l'Université de Quito. Elles sont nettement plus fortes que celles de *C. hyodon*. Leur ordre de grandeur est comparable à celui trouvé par A. Cabrera chez *St. platensis* et même chez *St. superbus*.

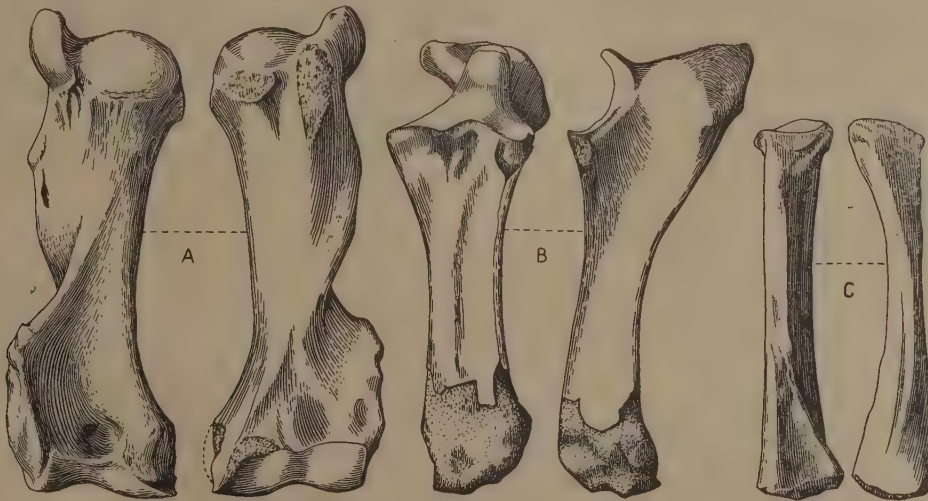


FIG. 57. — *H. (Aleamastodon) guayasensis* nov. sp.

A : EPN, V. 165, humérus gauche ; B : EPN, V. 172, cubitus gauche ; C : EPN, V. 1294, radius droit sans épiphyse distale. $\times 1/10$ environ. La Carolina (Guayas), coll. S. Orbe et R. Hoffstetter.

Dans son ensemble, l'os est plus massif que celui de l'espèce puninienne ; en particulier son corps est plus lourd, par suite du développement plus puissant de la crête deltoïde ; par contre la crête pectorale est moins marquée. Mais la différence la plus remarquable porte sur l'expansion supinatorie, qui est moins étalée vers l'extérieur (fig. 50).

Le radius (fig. 57C) n'est connu que par des échantillons subadultes, y compris le type, de sorte

qu'aucun n'a conservé l'épiphyse distale. Leur morphologie n'offre rien de notable. Les dimensions sont les suivantes :

	V. 1292	V. 2010	V. 1294	V. 3839
Longueur, sans l'épiphyse distale.		580	580	
Largeur proximale.	112	117	122	127
Largeur distale, au niveau du cartilage de conjugaison.		139	132	

Il a été récolté également plusieurs cubitus immatures, désépiphysés, mais en outre un bon échantillon (fig. 57 B) dont la taille pourrait correspondre à un mâle robuste. Les dimensions sont les suivantes :

	V. 172	V. 2010 sans épiphyse distale
Longueur totale depuis l'olécrâne.	812	
Longueur verticale sur le bec de l'olécrâne.	764	
Longueur depuis le bord antérieur de l'articulation humérale.	635	
Largeur de l'articulation humérale.	240a	235a
Longueur de l'olécrâne, depuis le bec jusqu'au bord postérieur.	250	230

Il s'agit donc d'une pièce puissante, dépassant en longueur celle que A. Cabrera attribue à *St. platensis*. Les proportions sont un peu plus grêles que chez cette dernière, qui est beaucoup plus élargie proximale ; le bec de l'olécrâne est moins large ; mais, par contre, l'olécrâne est nettement plus étalé dans son expansion postérieure.

Je connais une bonne partie des éléments du carpe, ainsi que des métacarpiens et des phalanges isolées, mais je n'ai pas pu faire une étude comparée.

LE MEMBRE POSTÉRIEUR ET SA CEINTURE. Le bassin n'est connu que par quelques fragments qui indiquent un os très puissant.

Le fémur du type (V. 2010) est quelque peu détérioré, mais j'ai pu observer quatre autres échantillons dont deux absolument intacts (fig. 58 A). J'en indique ci-après les dimensions :

	V. 168	V. 3846	V. 2010	V. 2009	V. 170
Longueur depuis la tête articulaire.	990	995	1005a		
Longueur depuis le grand trochanter.	941	915	945	942	
Largeur proximale (perpendiculaire à l'axe).	359	340a	362	357	
Diamètre antéro-postérieur de la tête articulaire.	157	158			
Épaisseur du grand trochanter.	176	158		175a	
Largeur au milieu de la diaphyse.	158	154	145a	157,5	146
Épaisseur au milieu de la diaphyse.	97,5	94	88a	93,5	92
Largeur distale sur les épicondyles.	273	278		275a	265
Largeur de l'articulation distale.	209,5	223		210a	202a
Épaisseur distale.	212	232		236a	210

La longueur est comparable à celle du fémur de *St. platensis*, pour lequel A. Cabrera donne des chiffres compris entre 980 et 1030. Elle dépasse nettement celle du fémur de *C. hyodon* qui est au plus égale à 900. Il est plus difficile de faire la comparaison avec *H. Chimborazi*, dont on ne connaît pas de fémur complet adulte.

La morphologie de l'os est beaucoup plus proche de celle d'un *Stegomastodon* que de *Cuvieronius*. L'obliquité du col sur l'axe de la diaphyse est comparable à celle observée chez *St. platensis* ; elle est beaucoup moins accusée que chez *C. hyodon*, mais plus que chez *St. superbus*. La partie proximale se distingue pourtant de celle de *St. platensis* par une tête articulaire relativement petite, un col plus court et un grand trochanter qui est nettement plus puissant tout

en restant moins saillant latéralement que chez *C. hyodon*. Ce caractère est d'ailleurs variable : par exemple l'os V. 3846, tout en présentant une longueur pratiquement identique à celle de l'échantillon figuré, V. 168, est moins élargi proximalement, et son grand trochanter est plus tombant, moins carré. Le petit trochanter et le troisième sont peu marqués et réduits à des surfaces rugueuses d'insertion musculaire. Les épicondyles sont bien saillants latéralement. La face distale de l'os, comparée à la série figurée par M. Boule [1920, fig. 21-25], a quelque analogie

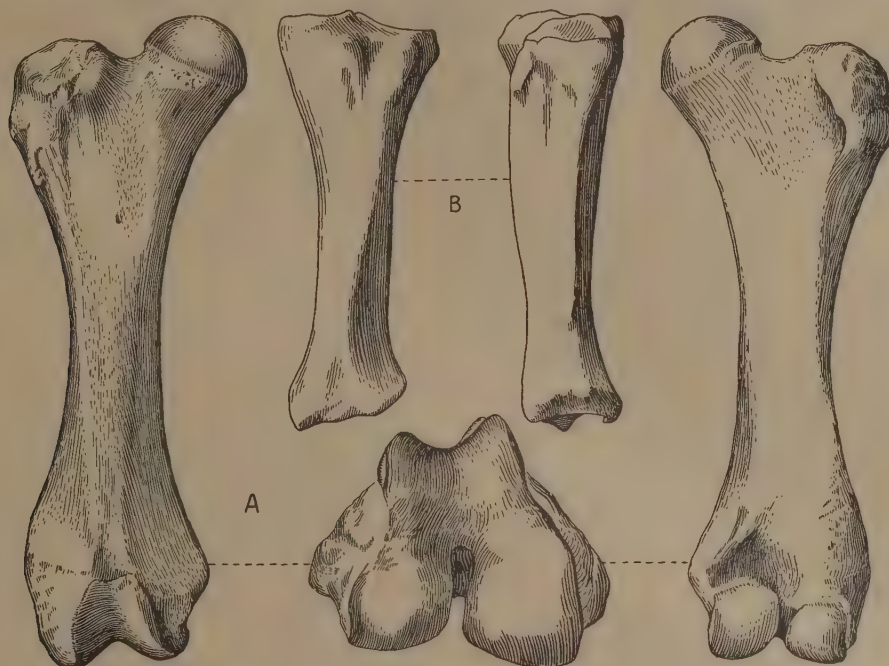


FIG. 58. — *H. (Alemastodon) guayasensis* nov. sp.

A : EPN, V. 168, fémur droit (faces antérieure et postérieure. $\times 1/10$; face distale. $\times 1/6$ env.) ; B : EPN, V. 171, tibia gauche. $\times 1/10$. La Carolina (Guayas), coll. S. Orbe et R. Hoffstetter.

avec celle de « *Mastodon Humboldti* », mais elle est plus large et moins profonde ; cependant le condyle externe est nettement moins aplati que chez « *M. Andium* ». En d'autres termes, là encore, l'espèce étudiée se rapproche des Anancinés plus que des Cuvieroninés.

Deux rotules mesurent :

	V. 2010	V. 1272
Hauteur maxima.	143	153
Largeur maxima.	125	153
Épaisseur maxima.	105	110

Le tibia (fig. 58 B) est représenté par une petite série qui permet d'observer des variations de taille assez importantes. Les mesures sont les suivantes :

	V. 169	V. 2010	V. 171	V. 167	V. 3847	V. 173
Longueur totale.	606	613	638	649	681	695
Largeur maxima proximale.	246	247	252	246	272	269
Épaisseur proximale.	176	165	193	181	216	206
Largeur minima de la diaphyse.	102	104	111	116	114	109
Largeur distale.	197	200	186	180	206	196
Épaisseur distale.	132	142	139	148	172	161

Ces dimensions sont du même ordre que celles trouvées par A. Cabrera pour *St. superbus* ; mais la longueur est moindre que chez l'échantillon attribué par le même auteur à *St. platensis* ; elle est nettement supérieure aux chiffres trouvés chez *C. hyodon*, lesquels ne dépassent pas 450. On remarquera à ce sujet qu'il est curieux que, selon F. Spillmann, la longueur du tibia atteindrait seulement 500 chez le type de *H. Chimborazi* (= *Ayora*), alors que cette espèce a un humérus comparable en longueur à celui de *H. (A.) guayasensis*.

L'os étudié est plus trapu et moins courbé que celui de *St. platensis*. Il rappelle plutôt celui de *St. superbus*, mais la crête tibiale est moins anguleuse. Il est moins trapu que les pièces adultes de *C. hyodon*.

Le péroné gauche de l'échantillon type (V. 2010) est parfaitement conservé. Il mesure :

Longueur totale : 568. Diamètres proximaux, antéro-postérieur : 78 ; transversal : 56.

Diamètres distaux, antéro-postérieur : 114 ; transversal : 86.

Il s'agit d'une pièce subadulte, relativement petite, comme le montrent les dimensions plus fortes de divers fragments rencontrés dans le même gisement. La morphologie de cet élément n'offre apparemment aucun caractère spécial digne de mention.

Je connais presque tous les éléments du tarse, divers métatarsiens et plusieurs phalanges, sans qu'il me soit possible d'effectuer une étude comparée.

En résumé, l'espèce carolinienne, qui a été confondue par H. F. Osborn et par moi-même avec celle du Puninien, est en réalité différente. Le caractère distinctif essentiel concerne la présence dans la première et l'absence dans la seconde, du *foramen transversarium* de l'axis ; c'est sur cette base qu'a été proposée ici une séparation subgénérique. On peut, en outre, distinguer les deux formes par leurs molaires, et surtout les dernières : *H. (A.) guayasensis* présente des collines plus élevées et plus verticales, le talon est moins développé ; d'une façon générale, les tubercules marginaux, situés à l'entrée des vallées transversales, sont absents ou rudimentaires. Par ailleurs, on relève des différences morphologiques dans l'humérus, qui est pratiquement le seul os long que j'aie pu comparer en détail. Il est probable qu'une meilleure connaissance de *H. Chimborazi* permettra de mettre en évidence d'autres caractères distinctifs dans le reste du squelette.

Genre *Stegomastodon* POHLIG 1912.

= *Mastodon* (part.) *dict.*, nec CUVIER 1817 (Règne animal, p. 232).

= *Stegomastodon* POHLIG [1912].

= *Rhabdobunus* HAY 1914 (*Iowa Geol. Surv., Ann. Report for 1912*).

incl. *Cubieronius* (part.) OSBORN [1936], nec OSBORN [1923].

incl. comme sous-génère probable *Notiomastodon* CABRERA [1929 b].

GÉNOTYPE : *Mastodon mirificus* LEIDY 1858.

La diagnose originale du genre de Pohlig a été proposée à une époque où l'on connaissait encore très mal les Mastodontes américains. Elle fait surtout état de la présence de ciment sur l'émail des molaires, caractère qui, selon Pohlig, séparerait son nouveau genre de tous les autres Mastodontes. Or, les études postérieures ont montré qu'il n'en était rien. On doit donc retenir surtout de cette création la désignation du génotype, *M. mirificus* LEIDY, et adopter une nouvelle diagnose basée sur la connaissance plus complète de celui-ci et des espèces admisés comme co-génériques. Cette diagnose dépendra, bien entendu, de l'extension que l'on conviendra de donner au genre *Stegomastodon*.

En 1936, H. F. Osborn n'admet dans le genre que les espèces nord-américaines voisines de *M. mirificus*. La diagnose qu'il propose est de ce fait assez étroite.

Mais auparavant, dès 1929, A. Cabrera avait montré qu'il n'y avait pas lieu de séparer du genre les Mastodontes pampéens du groupe de *M. platensis* et *M. superbus*. En conséquence, la diagnose qu'il adopte est un peu plus ample.

Celle-ci, qui était très satisfaisante à l'époque de la monographie de A. Cabrera, ne l'est plus si l'on admet l'existence de *Stegomastodon* à simples trèfles. Je ne parle pas ici des fossiles équatoriens qui viennent d'être traités, et qui se particularisent par la perte des trous transversaires dans l'atlas et parfois dans l'axis, ce qui les différencie génériquement. Mais la faune brésilienne d'Araxa comprend un Mastodonte dont les posttrites sont simples et qui, par tous ses autres caractères, est un authentique *Stegomastodon*. Il est au moins probable que d'autres formes, qui ont vécu dans la zone tropicale et subtropicale à l'E des Andes, se rapportent au même groupe, lequel représente un sous-genre non dénommé de *Stegomastodon*. De telle sorte qu'on doit étendre en conséquence la diagnose de ce genre.

Enfin, j'ai également fait remarquer [1950 b] que les seuls caractères connus de *Notiomastodon* CABRERA 1929 se rapprochaient beaucoup plus de ceux de *Stegomastodon* que de ceux de *Cuvieronius*, auprès duquel il a été placé originellement. En fait, sa seule particularité, par rapport à *Stegomastodon*, est la présence d'une bande d'émail persistante sur les défenses ; mais ce caractère, pour significatif qu'il soit, n'a peut-être pas l'importance fondamentale qui lui a d'abord été conférée. En tout cas, il ne me paraît pas adéquat pour séparer les Cuvieroninés et les Anancinés. Nous venons de voir en effet, avec *Haplomastodon s. s.*, un Ananciné pourvu d'émail sur ses défenses juvéniles. Par ailleurs, deux observations [Hoffstetter 1950 b, p. 41] montrent le même caractère sur des défenses jeunes sans torsion, trouvées dans le NE du Brésil et dans le N de l'Argentine, et associées à des molaires à simples trèfles ; il est probable qu'il s'agit de *Stegomastodon*, en tout cas d'Anancinés. Tout ceci n'a peut-être pas encore la rigueur désirable. Je n'en retiendrai que le fait que des Anancinés peuvent présenter une bande d'émail sur leurs défenses. Il en résulte qu'il est légitime de considérer *Notiomastodon* comme un sous-genre de *Stegomastodon*, jusqu'à ce que la découverte du crâne vienne confirmer ou infirmer cette interprétation.

Ainsi conçu, le genre *Stegomastodon* comprendrait presque tous les Anancinés américains, à l'exception du genre *Haplomastodon* qui n'est encore connu qu'en Équateur et se singularise par son atlas privé de trous transversaires. Le premier pourrait être défini par la diagnose suivante :

Mastodontes au crâne élevé, de type éléphantioïde. Symphyse mandibulaire courte, sans incisives inférieures. Atlas et axis pourvus de trous transversaires. Incisives supérieures plus ou moins courbées, parfois droites, mais sans torsion hélicoïdale ; leur section est ovale et leur diamètre diminue progressivement de la base à la pointe. Dents molariformes bunolophodontes, sans conules centraux, s'usant en trèfles simples, doubles ou plus complexes. Molaires intermédiaires trilophodontes ; arrière-molaires tétra- à heptalophodontes ; les prétrites et posttrites peuvent être opposées, surtout dans les dents intermédiaires et dans l'arrière-molaire supérieure, mais tendent souvent vers une disposition alternante, principalement dans l'arrière-molaire inférieure.

J'admettrai dans ce genre les trois sous-genres signalés plus haut.

Sous-genre *Stegomastodon* POHLIG 1912.

= *Stegomastodon* POHLIG [1912], Cabrera [1929 b], Osborn [1936].

= *Stegomastodon* (POHLIG), nouveau rang. Hoffstetter [1950 b, p. 22-24].

incl. *Cuvieronius* (part.) OSBORN [1936], nec OSBORN [1923].

SUBGÉNOTYPE : *Mastodon mirificus* LEIDY 1858.

Le sous-genre *Stegomastodon* se distingue par ses molaires à doubles trèfles et par ses défenses

privées d'émail. Il semble que le dernier caractère s'applique même aux défenses juvéniles de la seconde dentition, si l'on en juge par le crâne de *St. (St.) platensis* conservé au Musée de La Plata (n° 8-4) et figuré par A. Cabrera [1929 b, fig. 8, p. 101].

De nombreuses espèces ont été décrites en Amérique du Nord, précisément dans les parties W, Centre et S des États-Unis. Leurs niveaux géologiques correspondent, d'après H. F. Osborn et E. H. Colbert, au Pliocène supérieur et au Pléistocène inférieur. Des termes moyens de spécialisation sont représentés par les espèces : *St. mirificus* (LEIDY) de Nebraska, Idaho, Californie et Texas ; *St. Priestleyi* (HAY et COOK) de l'Oklahoma ; et *St. successor* (COPE) du Texas ; les figures d'usure sont à doubles trèfles et les arrière-molaires sont pentalophodontes. Une évolution plus avancée s'observe chez *St. texanus* OSBORN du Texas, *St. Arizonae* GIDLEY de l'Arizona, et surtout *St. Aftionae* OSBORN de Iowa ; le développement de conules accessoires plus nombreux produit des figures d'usure complexes que H. F. Osborn qualifie de quadruples trèfles ; d'autre part les arrière-molaires, d'abord en bas puis en haut, atteignent le stade hexa- puis heptalophodonte. A côté de ces formes qui représentent d'authentiques *Stegomastodon s. s.*, H. F. Osborn place des types plus primitifs, dont la connaissance complète nous informera sans doute sur l'origine du groupe, mais dont la classification est encore discutable. Il s'agit d'abord d'un fragment de molaire d'origine inconnue, nommé *St. Chapmani* (HAYS), qui correspondrait au type à simples trèfles. D'autre part *St. primitivus* OSBORN, du Pléistocène inférieur de Nebraska, montre des arrière-molaires qui sont déjà pratiquement hexalophodontes, mais qui ne présentent de doubles trèfles que dans leur partie antérieure, tandis que M² possède des doubles trèfles typiques.

C'est au même groupe, comme l'a montré A. Cabrera [1929 b], qu'il convient de rapporter les Mastodontes classiques du Pampéen d'Argentine. H. F. Osborn, au contraire, les place dans son genre *Cuvieronius*, auquel il attribue une diagnose basée précisément sur les espèces argentines, mais qui ne s'applique pas au génotype chilien. De l'ensemble réuni par H. F. Osborn [1936], il faut séparer *C. humboldti* (CUVIER), dont le type du Chili et le paratype (d'après Osborn) de Bolivie appartiennent vraisemblablement à l'espèce *Cuvieronius hyodon*, alors que les échantillons de Buenos-Aires rapportés à la même espèce par Gervais, Burmeister et Lydekker, et reproduits par Osborn, sont de vrais *Stegomastodon*. Par ailleurs, *C. chilensis* (PHILIPPI) est également un *Cuvieronius* authentique. Il faut mettre à part également les espèces de la zone intertropicale : *C. Ayorae* (SPILLMANN) et *C. postremus* (SPILLMANN) appartiennent au genre *Haplomastodon* ; *C. brasiliensis* (LUND) est probablement un représentant du sous-genre non dénommé de *Stegomastodon*, caractérisé par ses molaires à simples trèfles. Les autres espèces placées par H. F. Osborn dans son genre *Cuvieronius*, et qui toutes proviennent de la partie orientale de l'Argentine, représentent *Stegomastodon s. s.* en Amérique du Sud. L'auteur américain relate la création de 6 espèces, en admettant de possibles synonymies ; il s'agit de *St. bonaerensis* (MORENO), *St. platensis* (AMEGHINO), *St. superbus* (AMEGH.), *St. rectus* (AMEGH.), *St. maderianus* (AMEGH.) et *St. pirayuiensis* (GEZ). De son côté, A. Cabrera [1929 b], après une étude critique du matériel argentin, a montré que ces 6 espèces devaient se ramener à 2, auxquelles il attribue les noms spécifiques suivants :

St. (St.) platensis (AMEGHINO 1888) du sommet du Pampéen inférieur et du Pampéen moyen de l'Argentine (provinces de Buenos-Aires, Santa Fe et Entre Ríos) et peut-être de l'Uruguay ;
St. (St.) superbus (AMEGHINO 1888) du Pléistocène supérieur de l'Argentine (N de la province de Buenos-Aires et province de Córdoba).

On remarquera que les représentants de ce groupe ont survécu plus longtemps dans l'hémisphère austral qu'en Amérique du Nord. Et pourtant ils n'ont jamais atteint en Argentine le degré d'évolution connu chez les formes les plus spécialisées des États-Unis. C'est ainsi que les espèces pampéennes ne présentent pas de molaires à « quadruples trèfles » ; de plus, la dernière

dent ne dépasse pas le stade pentalophodonte. Il semble, comme je l'ai déjà suggéré en 1950, que ces deux groupes parallèles, nord- et sud-américain, dérivent indépendamment d'un même stock plus primitif. Il se peut donc qu'à cette origine phylogénique distincte correspondent quelques caractères anatomiques différentiels, dont la connaissance permettrait de séparer les formes pampéennes sous un nom subgénérique particulier.

Je ne connais pas de restes de *Stegomastodon s. s.* qui proviennent certainement de l'Équateur. En effet, la seule pièce locale qui pourrait peut-être se rapporter à ce sous-genre consiste en un fragment antérieur d'une M^a gauche, qui porte le n° 87 (Pl. VII, fig. 5) dans les collections de l'Université de Quito, mais sans indication de provenance. La dent conserve seulement ses deux collines antérieures. Elle frappe l'attention par la complexité de ses conules accessoires. Et même, en dehors de ceux qui flanquent les cuspidés principales, il en existe un dans chaque vallée qui occupe une position pratiquement centrale. Ce caractère, que l'on connaît chez certains Mastodontes de l'Ancien Monde, me rend la pièce assez suspecte. Il serait possible qu'elle ne provint pas de l'Équateur, ni même de l'Amérique du Sud. Elle a pu faire partie d'une ancienne collection achetée à l'étranger aux fins d'enseignement. Je me borne donc à signaler son existence pour attirer l'attention sur l'intérêt qu'il y aurait à retrouver un échantillon semblable dans un gisement équatorien. Jusque-là, il est préférable de l'exclure de la faune locale.

De Colombie, on connaît un crâne de « *M. Humboldti* », figuré par M. Boule [1920, fig. 32, p. 65]. La pièce a été récoltée par Léwy dans le N du pays ; elle provient d'un ancien lac du páramo du Cocuy¹, départ. de Boyaca, et correspond donc à une forme de haute altitude, de l'ordre de 4.000 m. Elle a été acquise en 1851 par le Muséum de Paris et elle figure dans les collections de Paléontologie sous le n° B. VI-55. Il s'agit sans aucun doute d'un Ananciné, comme l'indique la forme de crâne. Mais de plus, comme l'a observé M. Boule [*op. cit.*, p. 64], les molaires sont « fortement usées en doubles trèfles », ce qui conduirait à placer le fossile parmi les *Stegomastodon s. s.* Il convient cependant d'attendre avant de conclure, étant donné que les dents fortement usées ne donnent pas de sécurité dans l'interprétation du caractère, comme M. Boule lui-même et A. Cabrera l'ont observé à propos de *Cuvieronius hyodon*, et comme il apparaît aussi chez le genre *Haplomastodon*. Pour des raisons écologiques, on peut rapprocher du fossile du Cocuy divers restes de Mastodontes de la région de Bogotá, figurés par L. Cuervo Márquez [1938] et où l'on reconnaît des caractères indiscutables d'Anancinés. Il est fort possible qu'il s'agisse en fait de proches parents de *Haplomastodon s. s.*, dont l'espèce type est également une forme andine. Mais la détermination ne pourra être faite que lorsqu'on connaîtra l'atlas et l'axis des fossiles colombiens.

Enfin, il convient de rappeler ici que S. Schaub [1935, p. 10-11] a rapporté à *Stegomastodon* cf. *platensis* (AMEGH.) un tibia et une astragale récoltés au Totumo (Venezuela). La détermination a été faite par comparaison avec les tibias des espèces argentines étudiées par A. Cabrera [1929 b]. Les éléments considérés ne me paraissent pas assez significatifs pour démontrer avec certitude la présence du sous-genre *Stegomastodon s. s.* dans cette zone tropicale. Je ne serais pas surpris que le fossile vénézuélien s'apparentât avec la forme littorale équatorienne, *H. (A.) guayasensis*, ou avec la forme brésilienne *St.* (sous-genre non dénommé) *brasiliensis* ; d'autant que l'association faunistique parlerait en faveur de tels rapprochements, puisque le grand Mégathériidé *Eremotherium* vivait à la fois dans le N du Venezuela, sur la côte Pacifique de l'Équateur et dans le Brésil oriental.

1. L'orthographe « Cucuy », utilisée par M. Boule, est erronée.

Sous-genre non dénommé de *Stegomastodon*.

Le Brésil oriental a fourni divers restes de Mastodontes, dont les molaires sont à simples trèfles. H. Winge [1906] les a rapportés à l'espèce « *Mastodon Andium* ». Mais il faut remarquer qu'on n'a jamais rencontré au Brésil une défense, un crâne ou une pièce osseuse caractéristique, susceptible de confirmer cette détermination. Au contraire, les seules défenses connues ne présentent ni torsion hélicoïdale, ni émail à l'état adulte. On est donc conduit à considérer les fossiles brésiliens comme des Anancinés à simples trèfles. J'ai cru d'abord [Hoffstetter 1950 b] qu'il s'agissait d'un *Haplomastodon*. Mais une récente visite à Rio de Janeiro m'a permis d'observer, dans les collections de la Division de Géologie et Minéralogie provenant d'Araxa, un atlas bien conservé muni de trous transversaires. Si, comme il est probable, une seule espèce de Mastodonte a vécu dans la région de Lagoa Santa et d'Araxa, il s'agirait d'un *Stegomastodon s. l.* qui se différencierait des formes pampéennes par ses molaires à simples trèfles et par ses défenses longues et grêles. Le premier caractère est assez important pour qu'on puisse lui attribuer une valeur subgénérique ; mais il serait prématuré de proposer un nom nouveau avant de disposer d'une diagnose satisfaisante de l'espèce brésilienne. Celle-ci a déjà reçu un nom spécifique particulier, *Mastodon brasiliensis* LUND in Lesson [1842]. Si ce dernier nom est reconnu valide, les restes de Lagoa Santa et d'Araxa pourraient se nommer *Stegomastodon* (sous-genre non dénommé) *brasiliensis* (LUND in Lesson).

Il est possible qu'appartiennent au même ensemble les restes recueillis en 1939 dans la région de Pernambouc (NE du Brésil) par N. Vidal, qui ont été figurés en 1946 par le même auteur sous le nom de « *Cuvieronius humboldtii* ». La planche XVII de cette publication montre clairement une molaire inférieure vierge dans laquelle seules les cuspides externes sont pourvues de conules accessoires. De plus, la même figure représente une défense juvénile, presque rectiligne, non tordue, et qui porte une bande d'émail externe. L'association de ces deux caractères pourrait faire penser au genre *Haplomastodon*, où ils coexistent. Mais je répète que la présence d'émail sur les défenses d'Anancinés a moins d'importance qu'on ne l'a cru d'abord ; il est fort possible que le caractère ait été conservé chez des *Stegomastodon* primitifs. Ici encore, la connaissance de l'atlas est la seule base sur laquelle pourrait s'appuyer une détermination. En attendant, et pour des raisons géographiques, il est assez légitime de rapprocher les fossiles de Pernambouc et ceux d'Araxa.

A Rosario, dans le NE de l'Argentine, j'ai observé également, dans les collections locales réunies par A. Castellanos, diverses molaires à simples trèfles, qui ont peu de chances d'appartenir au genre *Cuvieronius*, étant donné leur provenance. Dans les mêmes collections, j'ai observé deux défenses très petites, presque rectilignes, appartenant à des animaux très jeunes ; elles présentent également une bande d'émail externe, mais aucune torsion hélicoïdale. Nous nous trouvons devant le même problème posé par les restes de Pernambouc. Il est possible qu'il s'agisse d'un *Haplomastodon*, ce que pourrait confirmer ou infirmer la connaissance des premières vertèbres cervicales. Mais il est plus probable que l'on se trouve encore devant un *Stegomastodon* à simples trèfles, qui aurait ainsi étendu son habitat vers le S.

Il serait bon d'étudier comparativement le « *Mastodon Andium* » de l'Uruguay, signalé par A. Berro en 1928 [*vide* A. Cabrera, 1929 b].

En ce qui concerne le Pérou, la présence de « *Mastodon Andium* », mentionnée par J. Leidy à Tarrapota dans le bassin amazonien, est extrêmement suspecte. Là encore l'hypothèse d'un Ananciné (*Aleamastodon* ou *Stegomastodon* à simples trèfles) est vraisemblable.

Enfin, il faudrait reconsidérer les restes de Mastodontes du Totumo (Venezuela) et de Trinidad,

étudiés par S. Schaub en 1935. Leurs déterminations provisoires, *Stegomastodon* cf. *platenis* (AMÉGH.) pour le premier gisement et *Cuvieronius hyodon* (FISCHER) pour le second, ne sont guère en accord avec leur position géographique. Leur habitat tropical conduirait plutôt à les comparer à *H. (A.) guayasensis* ou à *St. brasiliensis*.

En résumé, toute cette faune intertropicale pose encore de nombreux points d'interrogation. Je n'ai pas la prétention de les résoudre. On a vu, d'ailleurs, que la découverte de nouvelles pièces fossiles m'a déjà obligé à réviser mes conclusions de 1950, en séparant *Aleamastodon* de *Haplomastodon* s.s., et en considérant *St. brasiliensis* comme génériquement distinct. Il n'en reste pas moins que toute la zone intertropicale sud-américaine a été habitée par des Anancinés à simples trèfles, et que l'Atlas d'Araxa conduit à placer dans le genre *Stegomastodon* s. l. certaines des formes rencontrées à l'E des Andes.

Sous-genre (ou genre ?) *Notiomastodon* CABRERA 1929.

SYNGÉNOTYPE (ou génotype ?) : *Notiomastodon ornatus* CABRERA 1929.

DIAGNOSE ORIGINALE : *Mastodonte à symphyse mandibulaire courte et sans incisives ; les incisives supérieures simplement courbées à tous les âges et munies d'une bande d'émail latérale ; molaires bunolophodontes, dont les cônes des deux séries sont accompagnés de conules accessoires, de sorte que l'usure produit une double série de trèfles.*

L'unique espèce certaine est *N. ornatus* du Pléistocène, probablement inférieur, de Monte Hermoso, province de Buenos-Aires.

Notiomastodon a été généralement, depuis sa création, considéré comme un genre. H. F. Osborn en a fait une sous-famille particulière ; mais A. Cabrera, suivi en cela par G. G. Simpson, le place auprès de *Cuvieronius* à cause de sa bande d'émail.

J'ai déjà exprimé les raisons pour lesquelles, dès 1950, je l'ai rapproché de *Stegomastodon*. Il pourrait en constituer un sous-genre ou être considéré comme un genre voisin, suivant l'extension que l'on conviendra de donner à ce concept. Il est bien évident, par ailleurs, que la question ne pourra être tranchée qu'après la découverte du crâne de l'espèce de Monte Hermoso.

Quoi qu'il en soit, je cite ici ce groupe pour mémoire, car il n'est connu que dans une aire extrêmement limitée du NE de l'Argentine. Nous n'avons donc pas à nous y arrêter plus longtemps, puisqu'il n'intéresse pas la faune fossile équatorienne ici étudiée.

Mastodontes indéterminés de l'Équateur.

D'après ce qui précède, les Mastodontes connus dans la zone intertropicale sud-américaine, et en particulier ceux du territoire de l'Équateur, appartiennent presque tous, sinon tous, au type à simples trèfles ; mais ils se répartissent dans 3 genres et 2 sous-familles. Il est par suite impossible d'établir une identification de molaires isolées ; la détermination requiert la connaissance d'éléments plus caractéristiques : crâne, défenses, atlas, fémur, etc.

Parmi les restes récoltés jusqu'à présent en Équateur, trois groupes ne sont encore connus que par des molariformes isolées, et je me vois contraint de les maintenir dans la catégorie des *Incertae sedis*.

Espèce A, du Chichéen des Andes équatoriennes.

= *Bunolophodon* sp. nov. Spillmann [1938, p. 377].

Dans la récolte effectuée au río Chiche par F. Spillmann, et qui correspond au Chichéen, figurent deux dents assez endommagées et un fragment d'une troisième, le tout appartenant

à un Mastodonte apparemment voisin de *H. Chimborazi*. Je crois cependant plus prudent d'éviter une détermination, puisque l'animal est à peine connu et qu'il correspond à un niveau géologique particulier.

De ces deux dents, une M_2 mesure 139×81 , dimensions plus fortes, surtout la largeur, que celles qu'on rencontre couramment chez *C. hyodon*, plus fortes même que la majorité de celles trouvées chez *H. Chimborazi*, mais qui cependant concordent bien avec celles données par F. Spillmann pour son « *B. postremus* ». La morphologie de cette dent est également semblable à celle de *H. Chimborazi*.

L'autre dent, une M^1 , est usée jusqu'aux racines. La forme de sa table d'usure est trapézoïdale. Elle atteint 101 de long sur sa face externe, et 75 de large, chiffres également compatibles avec l'espèce puninienne.

Une fois encore, ces quelques pièces ne permettent pas une détermination sérieuse. On peut même difficilement choisir entre les deux genres andins, *Cuvieronius* et *Haplomastodon*, puisque le crâne, les défenses et le reste du squelette sont complètement inconnus. Cependant les dimensions assez fortes des molaires et surtout leur largeur relative parlent en faveur de *Haplomastodon*.

Espèce B, du Carolinien de la côte Pacifique équatorienne.

Pl. VII, fig. 10.

Il existe au Musée municipal de Guayaquil une arrière-molaire incomplète antérieurement, dont la configuration est spéciale (Pl. VII, fig. 10). La dent montre des cuspidés internes et externes qui alternent franchement entre elles et qui s'intercalent mutuellement sur la ligne médiane. Les prétrites sont arrondies et concaves ; les posttrites forment des trèfles rudimentaires, leur usure étant avancée. Il s'agit certainement d'un Ananciné, comme le prouve cette disposition alternante, inconnue chez les Cuvieroninés. Mais je ne puis dire si la pièce représente une espèce particulière, ou une forte variation de la forme carolinienne *H. (A.) guayasensis*. Cette dernière hypothèse est peu probable s'il s'agit d'une dent supérieure, comme je l'ai déterminée lors d'une rapide visite au Musée de Guayaquil, et comme semble le confirmer sa forme large et courte (voir Pl. VII, fig. 10) ; en effet, *H. (A.) guayasensis* montre vraiment peu de tendance chez M^3 à la disposition alternante. Mais la même interprétation serait plus plausible s'il s'agissait d'une dent inférieure ; or, ce n'est pas impossible, car on connaît la difficulté que présente la détermination de dents incomplètes de Mastodontes.

Quoi qu'il en soit, je ne suis pas en mesure de classer exactement cette pièce pour le moment, ni même de fixer sa position générique.

La provenance de la pièce est également imprécise, bien que le fossile soit accompagné d'une étiquette qui indique : « Isla de Puná ». En effet, l'examen de la petite collection du Musée de Guayaquil montre qu'il y a eu certainement des étiquettes interchangées, et il n'est pas possible de rétablir les correspondances originales en ce qui concerne les dents isolées. De toute façon, la pièce provient certainement de la province du Guayas, car les seuls gisements de Vertébrés fossiles représentés dans la collection sont La Carolina et l'île de Puná.

Espèce C, du bassin amazonien (Haut-Napo).

Je n'ai pas encore pu réaliser d'expédition paléontologique dans le bassin amazonien. Cependant je puis dire qu'il y a des espoirs d'y trouver des restes de Mastodontes, qu'il serait très intéressant de pouvoir comparer avec ceux du Brésil.

De l'Équateur oriental, j'ai pu seulement observer un fragment de couronne d'une dent de lait supérieure vierge, qui m'a été communiqué par A. Weilbauer et qui provient de la vallée du

rio Hollín, non loin d'Archidona (Haut-Napo). La dent ne conserve que ses deux collines antérieures, où seules les prétrites sont munies de conules accessoires. Il s'agit donc d'un Mastodonte à simples trèfles, qui peut correspondre à l'un des trois genres : *Cuvieronius*, *Haplomastodon* ou *Stegomastodon*. Aucun autre élément ostéologique ne nous permet de choisir. Cependant, si l'on tient compte du fait que les seuls représentants connus de *Cuvieronius* et de *Haplomastodon* s. s. ont vécu en altitude ou en zones froides, il y a beaucoup de chances pour que la forme amazonnienne appartienne à l'un des groupes tropicaux, *Haplomastodon* (*Aleamastodon*) ou *Stegomastodon* (sous-genre non dénommé). Il est encore trop tôt pour pouvoir choisir. Mais j'ai appris que M. Rüdiger, dont la propriété se situe sur le rio Hollín, a découvert de nombreux restes de Mastodontes dans une caverne de cette zone. On peut espérer qu'une expédition prochaine permettra d'effectuer une récolte et de résoudre le problème.

RAPPORTS PHYLOGÉNIQUES DES MASTODONTES SUD-AMÉRICAINS

En résumé, la connaissance des Mastodontes sud-américains nécessite encore de nombreuses études de détail avant d'être complètement intelligible.

Cependant on remarquera que les premiers obstacles sont dus principalement à l'incertitude qui persiste au sujet de l'interprétation des deux Mastodontes de Cuvier : le Mastodonte des Cordillères et le Mastodonte humboldien. J'ai esquivé la difficulté en admettant, conformément à l'opinion de A. Cabrera et sur la base de probabilités assez élevées, que les deux formes sont identiques à l'espèce classique de Tarija. Mais je répète à ce sujet que le Mastodonte d'Imbabura pose encore un grand point d'interrogation. Malgré tout, il s'agit avant tout d'une difficulté de nomenclature, dont l'importance, en définitive, est secondaire.

Par contre, il est satisfaisant de constater que l'ensemble des Mastodontes sud-américains, si confus au début, commence à se dessiner d'une manière assez précise. On peut même, bien que ce soit encore prématuré, essayer d'en tirer quelques conclusions d'ordre phylogénique.

A ce sujet, et compte tenu de nos connaissances actuelles, je suis tout à fait d'accord avec A. Cabrera dans les critiques qu'il a formulées à propos de l'arbre généalogique proposé par M. Boule [1920, p. 73]. Ce dernier auteur a placé, en effet, dans l'ascendance de « *M. Andium* », c'est-à-dire de *Cuvieronius*, des formes qui sont comprises aujourd'hui dans le genre *Stegomastodon* : cette position n'est évidemment pas soutenable.

Le schéma proposé par F. Spillmann [1931, p. 101] est encore moins acceptable, et d'ailleurs il a été critiqué dès le début par H. F. Osborn. En effet, F. Spillmann place le « *Mastodon Andium* » à longue symphyse, figuré par A. d'Orbigny, dans le Miocène supérieur, ce qui est au moins inattendu ; celui de Nordenskiöld, à courte symphyse, est placé dans le Pliocène, comme le sont également les divers autres Mastodontes sud-américains, à l'exception de « *B. postremus* ». Plus grave encore est le fait de considérer « *Mastodon Andium* » comme la souche commune de toutes les formes d'Amérique du Sud, dont la différenciation ne serait qu'un reflet de l'adaptation à diverses régions géographiques.

En fait, les Mastodontes sud-américains se laissent diviser en deux ensembles apparemment indépendants : j'entends par là qu'ils étaient déjà séparés avant la migration qui les a amenés dans le continent austral. Cette migration correspond vraisemblablement à l'aurore du Quaternaire, ou tout au plus à la fin du Pliocène.

Le premier groupe, qui correspond au genre *Cuvieronius*, se caractérise par son crâne déprimé, ses défenses à torsion hélicoïdale et munies d'une bande d'émail persistante, et ses molariformes relativement simples. Il dérive apparemment de formes nord-américaines comme *C. edensis*,

du Pliocène moyen de Californie. Le groupe est peu adaptatif. En Amérique du Sud, il est pratiquement restreint à un milieu particulier, les Andes. On le rencontre normalement en altitude, surtout dans la zone des basses latitudes. Cependant, dans la zone tempérée, il a pu atteindre les parties voisines plus basses. Il ne paraît pas avoir survécu aux niveaux anciens du Pléistocène. Des études postérieures montreront si tous ses représentants sud-américains appartiennent à une seule espèce, comme je l'ai admis provisoirement ici à la suite de A. Cabrera, ou si des espèces distinctes doivent être reconnues au long de son aire de répartition : Andes colombiennes et équatoriennes, NW de la Bolivie, S de la Bolivie et NW argentin, littoral chilien. De toute façon, le fait que le problème soit encore posé prouve bien que la différenciation morphologique n'a pas été considérable.

L'autre groupe est beaucoup plus varié, mais paraît constituer un ensemble unique, placé dans les Anancinés. Il s'identifie en grande partie au genre *Stegomastodon s. l.*, sur lequel s'est greffé le rameau de *Haplomastodon* et peut-être celui de *Notiomastodon*, si l'on considère celui-ci comme génériquement distinct. Le groupe est caractérisé par son crâne éléphantioïde (qui reste à confirmer chez *Notiomastodon*), ses défenses simplement recourbées et à section ovale, et ses molaires qui, d'abord simples, tendent vers une complication croissante. C'est un groupe typiquement adaptatif. Il a réussi à s'étendre sur une grande échelle de latitudes et d'altitudes ; il s'est diversifié dans ses nombreux habitats ; il a persisté durant tout le Pléistocène et peut-être même plus tard.

D'après l'aspect d'ensemble de la faune fossile néotropicale, il est permis de supposer que cette branche est arrivée en Amérique du Sud au stade : molaires à simples trèfles, défenses munies d'une bande d'émail persistante, atlas et axis perforés latéralement par les artères vertébrales. Si cette vue est exacte, il faut reconnaître que nous ne connaissons pas encore la souche commune des *Stegomastodon* nord-américains (dont tous les membres connus jusqu'à présent semblent avoir dépassé ce stade par l'un ou l'autre de leurs caractères) et des représentants du même genre en Amérique du Sud. On peut cependant attendre la découverte de telles formes dans le Pliocène inférieur ou moyen de l'Amérique du Nord, et de formes analogues qui ont assuré la migration vers le S, mais qui ne sont peut-être représentées que dans la zone intertropicale, où le Quaternaire ancien et le Pliocène terminal sont encore à peu près inconnus.

Un premier rameau s'est localisé sur le territoire de l'Équateur, et a subi une différenciation très particulière qui aboutit au genre *Haplomastodon*. Il montre en effet une modification du trajet des artères vertébrales, qui se traduit par la perte des foramens transversaires dans l'atlas seul (sous-genre *Aleamastodon* du littoral Pacifique), puis dans l'atlas et l'axis (sous-genre *Haplomastodon s. s.* du couloir interandin). Mais ces animaux conservent l'allure des *Stegomastodon s. l.* dont ils semblent dériver. Les molaires restent au stade primitif à simples trèfles. Les défenses, encore pourvues d'une bande d'émail à l'état juvénile au moins chez *Haplomastodon s. s.*, la perdent avant l'âge adulte. Sous cette forme, le genre atteint le Pléistocène supérieur, et aurait même persisté plus longtemps dans les Andes si les observations de F. Spillmann et M. Uhle se révélaient exactes.

Tous les autres Anancinés américains paraissent conserver un atlas et un axis normaux, et restent donc inclus dans le genre *Stegomastodon s. l.*, où l'on observe des différenciations sub-génériques.

Dans la zone tropicale, et en particulier dans le Brésil oriental, s'est maintenu un sous-genre assez primitif, qui n'a pas encore reçu de nom. C'est en quelque sorte un *Haplomastodon* dont l'atlas et l'axis ont conservé la morphologie classique. Ses molaires sont encore à simples trèfles. Il est possible qu'une bande d'émail ait persisté sur les défenses juvéniles si l'on en croit les observations faites sur des restes du NE du Brésil et du N de l'Argentine.

Une autre subdivision, *Notiomastodon*, a conservé sur ses défenses une bande d'émail persistante jusqu'à l'état adulte. Mais ses molaires se sont compliquées jusqu'au type à doubles trèfles. Le rameau s'est localisé dans la région de Buenos-Aires et ne semble pas avoir dépassé le Pléistocène inférieur. La méconnaissance du crâne de cette forme rend son interprétation un peu problématique. Mais je crois que celle que je propose ici est la plus vraisemblable.

Enfin un troisième sous-genre, désigné ici comme *Stegomastodon s. s.*, s'est développé dans la zone tempérée de la pampa. Il présente une spécialisation aussi bien dans les défenses, qui perdent toute trace d'émail, que dans les molaires, qui appartiennent au type à doubles trèfles. On remarquera cependant que ces formes australes n'atteignent pas le même degré de complication que les types terminaux nord-américains, en ce qui concerne la multiplication des conules accessoires et l'acquisition de collines supplémentaires dans les arrière-molaires. Il est même remarquable que les formes du Pléistocène supérieur d'Argentine sont à cet égard moins évoluées que des types plus anciens des États-Unis. En fait, si l'on admet la présente interprétation, les *Stegomastodon s. s.* d'Amérique du Nord et ceux d'Argentine correspondent en réalité à deux sections phylogéniquement distinctes. Mais je n'ai pas les éléments nécessaires pour appuyer cette distinction sur des bases anatomiques et par conséquent pour proposer un nom particulier applicable aux formes australes spécialisées.

L'ébauche précédente n'a nullement la prétention de proposer une solution définitive. Ce n'est qu'un essai qui tente d'interpréter et de schématiser de la manière la plus vraisemblable l'ensemble des faits actuellement connus. On notera la part d'hypothèses qui demeurent, et qui apparaissent dans les multiples interrogations posées au cours de la discussion précédente. Les problèmes les plus aigus concernent la connaissance du crâne de *Notiomastodon* et l'étude détaillée des Anancinés tropicaux qui ont vécu à l'E des Andes, en particulier au Brésil. D'autre part, les découvertes futures montreront peut-être que la perte des trous transversaires dans l'atlas n'est pas l'apanage des *Haplomastodon* équatoriens ; si cette différenciation était retrouvée dans des formes nord-américaines antérieures à la migration vers le S, il conviendrait bien entendu de reconsidérer l'interprétation proposée ici pour le genre équatorien.

De toute façon ce schéma provisoire, pour imparfait qu'il soit, a au moins le mérite de présenter un essai de synthèse, dans le but de clarifier nos notions encore confuses sur un groupe particulièrement difficile.

ÉQUIDÉS

Il y a seulement un peu plus d'un siècle qu'a été établie l'existence de Chevaux fossiles sud-américains. La première trouvaille correspond, en effet, à une dent isolée récoltée par Ch. Darwin dans le lit du Paraná.

Des fouilles postérieures ont accumulé d'importants documents relatifs à ce groupe. La bibliographie correspondante est extrêmement abondante et touffue. On en trouvera une analyse critique, jusqu'en 1912, dans le travail de I. Sefve, où l'on relève les noms principaux suivants : R. Owen, P. W. Lund, P. Gervais, H. A. Weddell, A. Wagner, H. Burmeister, J. Leidy, T. Wolf, H. Gervais, F. Ameghino, J. Boas, W. Branco, F. Moreno, R. Philippi, R. Lydekker, S. Roth, E. Nordenskiöld, O. Reche, H. Winge et I. Sefve. Je ne crois pas utile, après cette revision, de revenir sur les apports respectifs de ces différents auteurs.

La monographie de I. Sefve [1912] représente aujourd'hui encore la base nécessaire pour l'étude et l'interprétation des Équidés fossiles de l'Amérique du Sud.

Postérieurement à ce travail, on peut mentionner les publications de O. Abel [1913-1919] qui apportent surtout des vues théoriques, souvent fragiles, sur les rapports phylogéniques entre les Chevaux de l'Ancien et du Nouveau Mondes. Une contribution fondamentale est représentée par le beau mémoire de M. Boule et A. Thevenin [1920] dont une importante partie est consacrée à l'étude des Équidés de Tarija. Par la suite, des restes de Chevaux fossiles sont signalés dans divers pays : Colombie [Cuervo Márquez, 1938], Équateur [Spillmann, 1931, 1938 ; Hoffstetter, 1950 a], Pérou [Eaton, 1914], Chili [Oliver Schneider, 1934 ; Fuenzalida Villegas, 1936], Argentine [Rusconi, 1933-35], Brésil [Vidal, 1946], etc...

La classification des Équidés quaternaires a toujours été extrêmement difficile. En premier lieu, la plupart des espèces ont été fondées sur un matériel insuffisant, très délicat à interpréter dans un groupe aussi homogène ; de telle sorte que les diagnoses sont souvent incertaines et les synonymies problématiques. Mais même les divisions génériques et subgénériques n'ont pas encore obtenu l'accord des spécialistes.

Cependant, tous les auteurs modernes concordent pour reconnaître deux grands ensembles parmi les Équidés fossiles sud-américains.

A. Il s'agit en premier lieu d'un groupe de genres endémiques, parfois désignés comme Hippidiens ou Hippidiformes, qui se caractérisent par la disposition de leurs nasaux, la configuration particulière des replis d'émail de leurs molaires, et divers caractères morphologiques qui concernent le squelette et spécialement les métapodes. L'ensemble comprend certainement plusieurs genres. Le premier créé, *Hippidion* OWEN 1869, est en même temps le mieux défini. On connaît également *Onohippidium* MORENO 1891 d'une façon satisfaisante. Mais par contre d'autres sections, comme *Parahipparion* C. AMEGHINO 1904 et *Hyperhippidium* SEFVE 1910, demanderaient un matériel meilleur pour discuter leur validité et, le cas échéant, le rang qu'il conviendrait de leur attribuer. En attendant une information plus complète, je préfère m'en tenir à l'opinion de M. Boule et n'admettre, en dehors d'*Hippidion*, que le genre *Onohippidium* s. l.

B. Le second ensemble, qui comprend des animaux équiformes, a été très généralement inclus

dans le grand genre *Equus* LINNÉ 1758, et même on l'a considéré pendant longtemps comme inséparable du groupe de *E. caballus* L., c'est-à-dire de *Equus s. s.* C'est au point que H. Winge [1906] suggère que le type de *E. curvidens* OWEN pourrait appartenir à l'espèce actuelle *E. caballus*. Cette méconnaissance de tout caractère distinctif constant, d'ordre ostéologique ou dentaire, a fait que divers auteurs ont pu soutenir que certains Chevaux sud-américains actuels seraient les descendants des fossiles locaux et non des animaux européens introduits depuis la conquête, sans qu'aucune base anatomique ait pu être proposée pour trancher le débat.

Durant mon séjour en Amérique du Sud, j'ai étudié attentivement les Chevaux fossiles de ce continent, principalement de l'Équateur, et j'ai pu mettre en évidence un bon nombre de caractères qui les séparent du groupe de *E. caballus*. La particularité la plus significative, que j'ai déjà fait connaître [1950 a], concerne les incisives inférieures, chez lesquelles on ne retrouve aucune trace du cornet externe des Chevaux actuels. C'est essentiellement sur cette base que j'ai proposé le genre *Amerhippus*, pour recevoir les espèces éteintes sud-américaines et peut-être quelques-unes d'Amérique du Nord.

J'ai eu récemment la possibilité d'observer au Muséum de Paris (Laboratoires d'Anatomie comparée, de Mammalogie et de Paléontologie) des squelettes des différents Équidés actuels. J'ai été surpris de retrouver certains des caractères d'*Amerhippus*, y compris la morphologie des incisives inférieures, chez les « Zèbres Couaggas » de l'Afrique orientale, mais non chez ceux de l'Afrique australe, ni dans les autres sections du genre *Equus s. l.* Je reviendrai plus loin sur la signification possible de cette similitude inattendue, qui peut traduire une parenté étroite ou une simple convergence. La première conséquence que nous devons en tirer est que *Amerhippus* est moins isolé que je ne l'avais cru d'abord parmi l'ensemble des Chevaux. Il apparaît comme une sorte de réplique sud-américaine des « Zèbres Couaggas » est-africains. C'est pourquoi j'ai proposé récemment [1950 c] de le ramener à un rang subgénérique, en le plaçant à l'intérieur du genre *Equus s. l.*, dont il serait le seul représentant sud-américain.

Genre *Hippidion* OWEN 1869.

= *Equus (part.) auct.* : LUND [1846], BURMEISTER [1867], etc... ; *nec* LINNÉ [1758].

= *Hippidion* OWEN [1869, p. 572].

= *Hippidium* (modif. nom de OWEN). BURMEISTER [1875].

Le genre *Hippidion* OWEN 1869 (= *Hippidium* BURMEISTER 1875) a pour génotype, si l'on admet les synonymies reconnues par I. Sefve, *H. bonaerensis* AMEGHINO 1907 (= *Equus neogaeus* LUND 1846, *nec* LUND 1840). Il comprend également une espèce de grande taille, *H. principalis* (LUND 1846) et possiblement une forme plus petite, *H. angulatus* AMEGHINO 1889. Récemment, H. Fuenzalida [1936] a distingué un fossile chilien sous le nom de *H. chilensis*.

Les représentants du groupe sont connus au Brésil, en Uruguay, en Argentine, au Chili et en Bolivie. Dans les gisements où il a été bien daté, il paraît confiné dans les couches relativement anciennes du Pléistocène. En Argentine, il ne semble pas dépasser le sommet de l'Ensénadien ; en Bolivie, il appartient également au Pléistocène ancien.

Parmi les restes fossiles équatoriens, la seule mention du genre qui ait été faite est due à F. Spillmann [1931, p. 50-52]. Cet auteur a créé l'espèce *Hippidium Jijoni* pour une mandibule incomplète trouvée par M. J. Jijón y Caamaño à la Magdalena, au S de Quito. Notons immédiatement que tous les sédiments exposés dans cette zone appartiennent au 3^e Interglaciaire et que, par conséquent, c'est à ce niveau qu'il faut attribuer le fossile. On cherchera vainement, dans la description de F. Spillmann, les caractères qui lui ont permis de placer son espèce dans le genre

« *Hippidium* ». Il semble même que l'auteur ait ignoré la diagnose de celui-ci et les caractères des espèces qui le constituent. En effet, il n'effectue la comparaison de sa nouvelle espèce qu'avec « *Neohippus* » *andium*. Il la caractérise par sa forme plus gracile et plus fine (ce qui représente une caractéristique inattendue d'*Hippidion* !), par sa taille plus petite, étant donné que la série molariforme mesure 138 mm (en fait la même dimension varie de 132 à 167 chez *E. (A.) Andium* de la localité classique de Punín, et précisément la collection Spillmann comprend des exemplaires parmi les plus petits), et enfin par quelques détails des molaires qui ne sortent pas des limites de variations observées chez *E. (A.) Andium*. La pièce type n'a pas été figurée, mais je l'ai retrouvée dans la collection Spillmann. Elle est cataloguée à l'EPN sous le numéro V. 290. Elle consiste en une branche mandibulaire droite incomplète, avec la série P_2-M_3 , accompagnée des dents isolées P_2-M_3 de l'autre côté. On trouvera une représentation de la série molariforme dans la fig. 73 C. Il ne fait pas de doute que, par tous ses caractères, le fossile appartient à un petit exemplaire de *E. (Amerhippus) Andium*.

Jusqu'à présent, je n'ai récolté ni observé aucun matériel qui permette d'établir la présence du genre *Hippidion* en Équateur. Il est à peu près certain que le genre n'a pas vécu dans ce pays au cours du Pléistocène supérieur, car l'abondance du matériel recueilli dans ce niveau, aussi bien dans la Sierra (Puninien) que sur la côte (Carolinien), rend significative l'absence de tout vestige d'*Hippidion*. Il reste cependant possible que, dans des horizons plus anciens, et particulièrement dans le 1^{er} Interglaciaire dont la faune est encore inconnue, et qui semble correspondre précisément à l'Ensénadien d'Argentine, de futures trouvailles puissent établir l'existence du genre.

Genre *Onohippidium* MORENO 1891.

= *Equus* (part.) P. Gervais [1855], nec LINNÉ [1758].

= *Hippidion* (part.) Ameghino [1888], nec OWEN [1869].

= *Hippidium* (part.) Philippi [1893], nec BURMEISTER [1875].

= *Onohippidium* MORENO [1891].

incl. *Parahipparion* C. AMEGHINO in F. Ameghino [1904b].

Hyperhippidium SEFVE [1910], [1912].

C'est sur l'espèce argentine *Hippidion compressidens* AMEGHINO 1888 (= *O. Muñizi* MORENO 1891) qu'a été fondé le genre *Onohippidium*. Divers auteurs, y compris G. G. Simpson [1945], en séparent un groupe évidemment voisin, qui a reçu le nom de *Parahipparion* C. AMEGHINO (in F. Ameghino [1904]); le génotype, *P. meridionalis* C. AMEGHINO 1904, serait synonyme de « *Equus* » *Devillei* P. GERVAIS 1855, selon I. Sefve [1912]; ce dernier auteur rapporte au même genre diverses espèces imparfaitement définies : *P. bolivianus* (PHILIPPI 1893), *P. Saldiasi* (ROTH 1899) et *P. Burmeisteri* SEFVE 1912. Enfin une dernière division, *Hyperhippidium* SEFVE 1910, dont le génotype est *Onohippidium peruanum* NORDENSKIÖLD 1908, a été finalement considérée, même par son auteur, comme un simple sous-genre de *Parahipparion*.

Je ne suis pas en mesure d'effectuer dès à présent une revision critique de tout cet ensemble. Il n'intéresse d'ailleurs que très secondairement les faunes équatoriennes ici étudiées. Cependant je puis dire que les quelques observations que j'ai pu faire sur les collections boliviennes et argentines me rendent très suspectes les coupures génériques et subgénériques qui y ont été introduites. En particulier, dans la collection Echazú, effectuée à Tarija et conservée au Musée de La Paz, j'ai observé une série de 5 métacarpiens que leurs dimensions et leur morphologie conduisent à attribuer au groupe étudié. Or, leurs longueurs varient de 156,5 à 182,5 et d'autre part certains présentent une facette supplémentaire pour l'articulation du trapézoïde (caractère d'*Hyperhippidium*) et d'autres en sont privés. De sorte qu'on pourrait séparer, dans ce très petit lot, des pièces qui se rapprochent de celles de *Parahipparion meridionalis* (= *Devillei*), de *P. Saldiasi* et de

Hyperhippidium peruanum. Il en résulte qu'il faudrait, ou bien admettre la coexistence de ces 3 espèces (et probablement aussi celle de *P. bolivianus*) dans le gisement de Tarija, ou bien reconnaître une seule forme à grande variabilité en ce qui concerne la taille du canon antérieur et la structure du carpe. J'avoue être plus tenté par la seconde conception. Par ailleurs 4 métatarsiens de la même collection, qui mesurent 190 à 193 mm de longueur et qui appartiennent certainement à *Parahipparion meridionalis* (= *Dewillei*), sont pratiquement identiques, sauf pour la taille, à un métatarsien argentin de 201,5 mm (MLP, 6-315) qui correspond à *Onohippidium compressidens*; on remarque notamment, chez toutes ces pièces, l'existence de deux facettes d'articulation pour le cuboïde, dont une postérieure supplémentaire qui n'existe pas chez le Cheval. Enfin, il est douteux que la forme du prémaxillaire, sur laquelle s'appuie I. Sefve pour séparer les genres *Parahipparion* et *Onohippidium*, ait réellement une valeur générique, car nous verrons qu'elle est très variable à l'intérieur d'une même espèce d'Équidés, comme *E. (A.) Andium*. En résumé, la position de M. Boule [1920], qui place toutes ces formes dans un seul genre, *Onohippidium s. l.*, me paraît beaucoup plus prudente, au moins jusqu'à ce que l'étude de pièces plus complètes et plus nombreuses puisse permettre une révision sérieuse. Je suis d'ailleurs convaincu que celle-ci conduira à une réduction du nombre des espèces en même temps qu'à une simplification de la division générique.

Je n'ai rencontré personnellement aucune pièce pouvant être attribuée au genre *Onohippidium s. l.* dans mes fouilles en Équateur. Cependant une phalange sans indication de provenance appartient certainement à ce groupe.

Onohippidium sp.

Fig.-texte 59.

Une phalange proximale, rencontrée dans le matériel de l'Université de Quito sauvé de l'incendie, et cataloguée à l'EPN sous le n° V. 2350, répond aux dimensions suivantes :

Longueur : 52,5 ; Largeur proximale : 41,4 ; Largeur de l'articulation distale : 32,5.

Elle se distingue d'*Amerhippus* par ses dimensions réduites, par sa forme courte et relativement large et aussi par divers détails morphologiques que l'on peut observer sur la fig. 59. Elle concorde bien avec la pièce homologue des petits *Onohippidium* andins connus en Bolivie. Mais elle est évidemment insuffisante pour prétendre à une identification spécifique.

Sa provenance et son niveau géologique sont inconnus. Il est évident cependant qu'il s'agit d'une pièce équatorienne, car elle ne correspond pas à un échantillon classique qui aurait pu faire partie d'une ancienne collection achetée en Europe. Son état de fossilisation rappelle celui des fossiles rencontrés dans la Sierra. La perte de la provenance est d'autant plus regrettable que celle-ci représenterait probablement la limite septentrionale actuellement connue du genre.

En ce qui concerne l'âge géologique, il est très improbable qu'il puisse s'agir du dernier Interglaciaire, où l'absence du genre est manifeste. Il est vraisemblable que la pièce a été récoltée dans un horizon plus ancien, qui concorderait d'ailleurs mieux avec la position géologique d'*Onohippidium* connue en Argentine et en Bolivie. Il convient cependant de remarquer que, selon toute vraisemblance, le genre a survécu plus longtemps dans l'extrême S du Chili, où l'on en trouve des restes subfossiles dans la caverne Eberhardt (Ultima Esperanza) ; mais cette survivance probable paraît avoir été un phénomène local.



FIG. 59. — *Onohippidium* sp. Phalange proximale. $\times 1/2$. Sierra équatorienne. Niveau et localité indéterminés, coll. U.C.

Genre *Equus* LINNÉ 1758.

GÉNOTYPE : *Equus caballus* L. 1758.

Incl. comme sous-genres : *Asinus* GRAY 1824 ; génotype *E. asinus* L.

Hippotigris H. SMITH 1841 ; génotype *E. zebra* L.

Dolichohippus HELLER 1912 ; génotype *E. Grevyi* OUSTALET.

Quagga SHORTRIDGE 1934 ; génotype *E. quagga Grevi* LYDEKKER.

Pseudoquagga HOFFSTETTER [1950 c] ; génotype *E. Granti* DE WINTON.

Amerhippus HOFFSTETTER [1950 a] ; génotype *E. Andium* WAGNER-BRANCO.

Les Équidés sauvages actuels, et ceux qui se sont éteints pendant la période historique, sont tous des animaux de l'Ancien Monde. On admet cependant qu'ils sont des descendants des *Pliohippus* nord-américains, et on leur connaît de proches parents dans la faune quaternaire du Nouveau Monde. Ils sont généralement classés dans le seul genre *Equus*, où l'on reconnaît cependant des divisions assez nettes :

1) Les CABALLINS, ou Chevaux proprement dits, constituent le sous-genre *Equus s. s.*, avec une seule espèce actuelle *E. (E.) caballus* L. et une seule forme sauvage, *E. (E.) caballus Prjewalski* POLIAKOW, dont l'habitat est limité à la Dzoungarie.

2) Les HÉMIONIENS comprennent l'Hémippe (*E. hemippus* IS. GEOFFROY), les Hémiones (*E. hemionus* PALLAS) et les Onagres (*E. onager* BRISSON). Ce sont des animaux asiatiques, que l'on groupe généralement avec la division suivante dans le sous-genre *Asinus*.

3) Les ASINIENS, ou Anes, entrent dans le sous-genre *Asinus* GRAY 1824, avec l'espèce *E. (A.) asinus* L. dont les formes sauvages sont limitées aujourd'hui au NE de l'Afrique.

4) Les ZÉBRINS constituent un autre groupe africain, qui s'étend depuis l'Abyssinie et la Somalie jusqu'à la colonie du Cap. On les a d'abord considérés comme un ensemble homogène, qui a parfois été réuni dans le sous-genre *Hippotigris*. Mais divers spécialistes ont montré qu'il s'agit en réalité d'un groupe composite, dans lequel E. Bourdelle distingue une série parallèle à celle reconnue chez les Équidés à robe non rayée :

a) Les Zèbres vrais seraient des asiniformes. C'est à eux seuls qu'on tend à limiter aujourd'hui l'extension du sous-genre *Hippotigris* H. SMITH 1841, constitué par la seule espèce *E. (H.) zebra* L., du Sud-Ouest Africain avec comme variétés le Zèbre des Montagnes (aujourd'hui éteint) et le Zèbre de Hartman.

b) Le Zèbre de Grévy serait un type hémioniforme, qui constitue le sous-genre *Dolichohippus* HELLER, 1912 (= *Megacephalon* HILZHEIMER 1912 nec GRAY 1846 = *Ludolphozecora* GRIFFINI 1913), formé d'une seule espèce *E. (D.) Grevyi* OUSTALET de l'Abyssinie.

c) Les Zèbres Couaggas ont une allure caballiforme. Ils ont été séparés sous le nom de *Quagga* SHORTRIDGE 1934. Leur habitat s'étend sur la partie orientale de l'Afrique, depuis la colonie du Cap jusqu'au S de la Somalie et de l'Abyssinie. On y admet de nombreuses variétés, dont les mieux caractérisées sont, du S au N : le vrai Couagga (aujourd'hui éteint), les Zèbres de Burchell, de Chapman, de Foa, de Böhm et de Grant. Mais leur groupement en espèces varie d'un auteur à l'autre : E. Trouessart, dans son catalogue de 1904-1905, reconnaissait 4 coupures spécifiques ; au contraire E. Bourdelle réunit tout l'ensemble sous le nom de *E. (Quagga) quagga* GMELIN, en considérant les diverses formes actuelles comme des sous-espèces.

En fait, la division classique des Zébrins appelle quelques remarques. Il faut reconnaître d'abord que les rapprochements suggérés sont peut-être un peu forcés. Ils donnent une importance prépondérante à la morphologie externe, et ne concordent pas toujours avec l'étude ostéologique ou ostéométrique. En particulier, si l'on étudie l'élongation des métapodes par rapport au fémur, on constate que, parmi tous les Équidés actuels, les Asiniens et les Zèbres vrais occupent des positions extrêmes. Il est donc difficile d'appliquer sans réserves le qualificatif d'asiniformes à ces derniers. Il n'en reste pas moins que *Hippotigris* apparaît bien caractérisé, précisément par ses canons courts et aussi par ses phalanges distales très réduites, très abruptes, et dont la sole plantaire est plane.

Le sous-genre *Dolichohippus* se singularise par sa forte dolichocéphalie. Les os des extrémités sont également plus allongés que chez les autres Zébrins ; les phalanges terminales sont nettement plus élargies et leur sole est concave.

En ce qui concerne les Zèbres Couaggas, j'ai montré récemment [Hoffstetter, 1950 c] qu'ils constituent en fait deux ensembles géographiques, séparés par le cours du Zambèze.

En Afrique Orientale existent en réalité de Faux Couaggas, pour lesquels j'ai proposé le sous-genre *Pseudoquagga* [Hoffstetter, 1950 c]. Ils se séparent de tous les autres Équidés modernes par l'absence du cornet dentaire externe aux incisives inférieures des deux dentitions. Ils se distinguent d'ailleurs des vrais Couaggas par divers indices ostéométriques qui indiquent en particulier un raccourcissement du museau, un élargissement du radius et des métapodes, une compression latérale des phalanges unguéales. On remarquera que ces derniers caractères ne sont pas sans rappeler ceux du sous-genre *Amerhippus*. Les Faux Couaggas semblent comprendre une seule espèce, *E. (Pseudoquagga) Boehmi* MATSCHIE 1892, avec comme variétés principales les Zèbres de Böhm, de Grant et de Foa.

Les Couaggas forment le sous-genre *Quagga* s. s. Ils comprennent uniquement des animaux sud-africains, dont les incisives inférieures sont construites sur le type banal des Équidés modernes. On tend à les considérer comme une seule espèce *E. (Quagga) quagga* GMELIN 1788, en considérant comme sous-espèces le vrai Couagga et les Zèbres de Burchell et de Chapman.

L'absence des cornets externes aux incisives inférieures est un caractère très singulier parmi les Équidés. Il conduit à placer auprès du sous-genre *Pseudoquagga* l'ensemble des Chevaux fossiles sud-américains que j'ai séparés en 1950 sous le nom d'*Amerhippus*. Divers auteurs, en particulier J. Boas sur les fossiles du Brésil, H. Burmeister et A. Cabrera sur ceux d'Argentine, M. Boule sur ceux de Bolivie, avaient déjà relevé un certain nombre d'analogies entre ces formes néotropicales et les Zébrins d'Afrique. La considération de la morphologie des incisives inférieures apporte à ce rapprochement une confirmation très convaincante et conduit en outre à la préciser davantage. Les analogies entre *Amerhippus* et *Pseudoquagga* sont telles qu'on pourrait se demander s'il ne s'agit pas d'un même sous-genre. En fait, il apparaît entre eux quelques différences morphologiques qui justifient leur séparation. Leurs habitats très éloignés parlent d'ailleurs dans le même sens.

Nous n'aurons à considérer ici que le sous-genre *Amerhippus*, seul représenté dans les faunes fossiles sud-américaines.

Sous-genre *Amerhippus* HOFFSTETTER 1950.

= *Equus* (part.), auct.

= *Neohippus* (part.) ABEL [1913, 1914, 1919] ; F. Spillmann [1931, 1938].

= *Hippidium* F. Spillmann [1931], non *Hippidium* BURMEISTER [1875], nec *Hippidion* OWEN [1869].

= *Amerhippus* HOFFSTETTER [1950 a, 1950 c].

SUBGÉNOTYPE : *Equus Andium* WAGNER-BRANCO 1883.

Mis à part les Hippidiformes, l'ensemble des Chevaux fossiles sud-américains a été généralement placé dans le genre *Equus* et même considéré comme très proche des *Equus* s. s.

J. Boas [1881], dont je n'ai malheureusement pu obtenir la traduction de sorte que je ne connais guère son travail qu'à travers la relation qu'en fait I. Sefve [1912], a cependant souligné, à propos du matériel brésilien, diverses analogies avec les Zébrins actuels. La portée de ses observations a été très réduite par les conclusions de H. Winge et de I. Sefve, qui tendaient au contraire à rapprocher le Cheval fossile brésilien de *E. caballus*. Par contre les études de H. Burmeister, de M. Boule et de A. Cabrera, sur le matériel de Bolivie et d'Argentine, apportent de nouveaux arguments en faveur des vues de J. Boas.

En 1913, O. Abel crée le genre *Neohippus* pour des Chevaux américains, sans proposer de génotype ni de diagnose et sans même citer les espèces qu'il y inclut. Cette création est basée sur l'idée que les vrais *Equus* proviendraient des *Hipparion* du Vieux Monde, tandis que *Neohippus*, impossible à distinguer morphologiquement, serait un descendant des *Pliohippus* nord-américains. En 1914, O. Abel reproduit littéralement les mêmes indications sans définir davantage son genre. Enfin en 1919, il cite à nouveau ce genre, mais dans une note infrapaginale (note 3, page 864), il y inclut 4 espèces nord-américaines : *N. fraternus*, *N. complicatus*, *N. occidentalis* et *N. pectinatus*.

Ce genre est à considérer ici, puisque O. Abel, dans ses diagrammes publiés en 1913 et 1914, y place apparemment toutes les espèces équiformes d'Amérique du Sud. Mais pour ma part, et suivant en cela l'opinion autorisée de G. G. Simpson [1950], je considère la création de O. Abel comme irrecevable. En effet, le seul caractère distinctif de *Neohippus* proposé par son auteur serait son origine phylogénique distincte de celle des *Equus* : c'est là une conception toute gratuite, qui n'a d'ailleurs été suivie par aucun des spécialistes du groupe. Par ailleurs, il n'a été proposé formellement aucun génotype. Enfin aucune diagnose n'a été donnée et plus exactement il paraît ressortir des textes de O. Abel que l'on ne peut distinguer morphologiquement les deux genres *Neohippus* et *Equus*. Il est même impossible d'attribuer telle ou telle espèce nord-américaine à *Neohippus* puisque O. Abel admettait, dans le Pléistocène de ce continent, la coexistence de *Neohippus* d'origine locale et de vrais *Equus* immigrés d'Europe. Après une discussion dont je viens de reprendre les grandes lignes, G. G. Simpson [1950] arrive à la conclusion suivante : « Whatever distinction may now be made among *Equus*-like horses, Abel's work on the subject seems to me thoroughly irresponsible and his name « *Neohippus* » of most doubtful propriety or nomenclatural status. »

En conséquence je ne puis suivre F. Spillmann qui, en 1931, puis en 1938, a placé la majorité des restes équiformes de l'Équateur dans le genre *Neohippus*, en signalant simplement qu'il appliquait en cela la nomenclature moderne des Équidés américains, sans pour autant proposer une diagnose du genre. Rappelons d'ailleurs qu'un échantillon absolument semblable au « *Neohippus andium* » de Spillmann est placé par ce même auteur dans le genre « *Hippidium* » sous le nom nouveau de « *H. Jijoni* », sans aucune justification valable ni pour la création spécifique ni pour la position générique.

Tout récemment [Hoffstetter, 1950 a], j'ai montré que l'ensemble des Chevaux fossiles sud-américains se singularise par l'absence du cornet externe, et par conséquent de l'émail central, dans toutes les incisives inférieures et dans les dents de lait correspondantes. Ce caractère se retrouve apparemment chez *Equus occidentalis* LEIDY de la Californie, et il n'est pas impossible qu'il existe également chez d'autres Chevaux fossiles nord-américains. Il est suffisamment significatif pour qu'on puisse le considérer comme le sceau d'un phylum particulier qui, à partir des ancêtres directs de *E. occidentalis*, s'est étendu dans toute la région néotropicale, à l'exclusion des vrais *Equus*. C'est sur cette base que j'ai proposé le nom d'*Amerhippus* pour désigner l'ensemble ; ce nom, d'abord considéré avec réserve comme un genre, est ramené ici à un rang sub-générique. Le subgénotype est *Equus Andium* WAGNER-BRANCO.

Le caractère de définition se retrouve en réalité chez les Faux Couaggas est-africains. Mais diverses particularités que j'avais annoncées dès 1950 [a et c], et qui seront précisées plus loin, séparent morphologiquement les sous-genres *Amerhippus* et *Pseudoquagga*.

LES ESPÈCES DU SOUS-GENRE AMERHIPPIUS. — Les espèces sud-américaines susceptibles d'entrer dans le sous-genre *Amerhippus* constituent un ensemble touffu, dont les synonymies demandent à être éclairées par de nouvelles descriptions. Il est de fait que les auteurs ont généralement créé des espèces d'une façon par trop hâtive, sur des restes très fragmentaires,

sans se soucier de donner une diagnose suffisante ni de fixer les variations de l'espèce nouvelle. Les formes les mieux connues le sont grâce à des descriptions postérieures à partir de topotypes. On peut citer les noms suivants, fondés sur du matériel pléistocène sud-américain.

Equus neogaeus LUND 1840 (*nec* LUND 1846).
Brésil.

Equus curvidens OWEN 1844. Argentine.

Equus aff. caballo LUND 1846. Brésil.

Equus esquivanensis LUND manuscrit, in Winge, 1906. Brésil.

Equus soarensis LUND manuscrit, in Winge, 1906. Brésil.

Equus americanus P. Gervais in Gay, 1847. Chili.

Equus macrognathus (*part.*) WEDDELL in P. Gervais, 1855. Bolivie.

Equus fossilis Andium A. WAGNER 1860. Équateur.

Equus Devillei Gervais in Burmeister, 1867, *nec* Gervais 1855. Argentine.

Equus argentinus BURMEISTER 1875 (*part.*). Argentine.

Equus quitensis WOLF 1875. Équateur.

Equus rectidens H. Gervais et AMEGHINO 1880. Argentine et Bolivie.

Equus Lundi BOAS 1881. Brésil.

Equus Andium WAGNER-BRANCO 1883. Équateur.

Equus insulatus C. AMEGHINO in F. Ameghino, 1904. Bolivie.

Equus gracilis C. AMEGHINO in F. Ameghino, 1904. Bolivie.

Equus Haasei RECHE 1905. Argentine.

Equus curvidens OWEN in Winge, 1906, *nec* OWEN 1844. Brésil.

Equus Andium race *insulatus* AMEGH. in Boule, 1920. Bolivie.

Hippidium Jijoni SPILLMANN 1931. Équateur.

Neohippus Martinei SPILLMANN 1938. Équateur.

Neohippus Santae-Elenae SPILLMANN 1938. Équateur.

Neohippus Rivadeneirae SPILLMANN 1938. Équateur.

Neohippus postremus SPILLMANN 1938. Équateur.

Il est bien évident qu'il existe, entre ces divers noms, de nombreuses synonymies, dont certaines ont déjà été bien établies, dont d'autres restent encore douteuses.

Dans la partie orientale du Brésil, les restes décrits jusqu'à présent ne permettent d'admettre qu'une seule espèce, *E. (Amerhippus) neogaeus* LUND 1840 ; de sorte que les autres noms attribués à du matériel brésilien doivent être considérés comme synonymes du précédent. L'espèce, fondée sur un métacarpien de Lagoa Santa (considéré comme métatarsien par Lund), est longtemps restée imprécise, de sorte que H. Winge [1906] la considérait encore comme inséparable de l'*Equus curvidens* d'Owen. Cependant il résulte des études de J. Boas [1881], de H. Winge lui-même [1906] et surtout de I. Sefve [1912], que la forme brésilienne se distingue de tous les autres *Amerhippus* sud-américains par une taille nettement plus élevée, surtout sensible dans les métapodes. Il est satisfaisant de constater qu'un métatarsien, figuré par N. Vidal en 1946 (désigné par cet auteur comme « métacarpien » d'*Equus* sp.), et trouvé dans la région de Pernambouc, concorde parfaitement en dimensions avec le matériel de Lagoa Santa décrit par les auteurs antérieurs. Il en résulte que *E. (A.) neogaeus* aurait vécu dans toute la partie orientale du Brésil, entre le tropique du Capricorne et la ligne équatoriale.

Une seconde espèce bien connue, sur laquelle j'apporterai quelques précisions nouvelles, est *E. (A.) Andium*, caractéristique du Puninien (3^e Interglaciaire) des Andes équatoriennes. Elle a d'abord été nommée par A. Wagner [1860], puis a fait l'objet d'une excellente étude de la part de W. Branco [1883]. Sa taille très réduite empêche de la confondre avec aucune autre espèce du sous-genre. Nous verrons que trois des espèces équatoriennes créées postérieurement par F. Spillmann ne sont en réalité que des synonymes de la précédente.

L'espèce dominante de Tarija (Bolivie), *E. (A.) insulatus*, a d'abord été fondée sur une simple dent par Ameghino [1904 b]. Postérieurement, M. Boule [1920] en a donné une description détaillée qui permet de la considérer comme très voisine de la précédente dont elle se distingue essentiellement par une taille plus forte, les marges de variation ne se chevauchant pas. Étant donné son âge plus ancien (Pléistocène inférieur : Tarijéen), elle représente vraisemblablement l'ancêtre direct de *E. (A.) Andium*. Je crois cependant que le travail de M. Boule n'épuise pas la question

des Chevaux fossiles boliviens. J'ai eu récemment l'occasion d'observer au Musée Tiahuanacu de La Paz la riche collection Echazú, effectuée à Tarija. Dans l'énorme matériel d'Équidés qu'elle comprend, on distingue aisément des Hippidiformes (*Hippidion* et *Onohippidium* s. l.) ; mais de plus, il semble que deux Chevaux aient coexisté : l'un, à prémaxillaires larges et bas, représente sans doute l'authentique *E. (A.) insulatus* ; l'autre, à prémaxillaires plus étroits et plus élevés, rappelle plutôt *E. (A.) curvidens*. Il conviendra cependant de faire une étude systématique de tout le matériel pour décider s'il s'agit de deux espèces distinctes ou de variations extrêmes.

En ce qui concerne les fossiles équatoriens, je tenterai plus loin de préciser les caractères de deux espèces nommées par F. Spillmann [1938], qui n'ont été pratiquement ni décrites ni figurées, mais que l'examen du matériel original ou de topotypes me fait considérer comme valides. Il s'agit de *E. (A.) Martinei*, du Chichéen du couloir interandin, et de *E. (A.) Santae-Elenae*, du Carolinien de la péninsule de Santa Elena.

Le problème de la séparation des espèces australes, principalement de l'Argentine, de l'Uruguay et du Chili, reste encore pendant. I. Sefve [1912] a réuni, sous le nom de *E. curvidens* OWEN, dont le type est une dent du Pampéen d'Argentine, tous les Chevaux fossiles sud-américains plus grands que *E. Andium* et plus petits que *E. neogaeus*. Comme nous le verrons plus loin, et comme I. Sefve lui-même semble l'avoir pressenti, le lot réuni par lui est évidemment hétérogène. Il suffit pour s'en convaincre d'examiner les dimensions des divers métapodes, où l'on observe des os que leurs proportions notablement différentes rendent incompatibles ; la diversité du lot apparaît clairement dans une représentation graphique (voir diagrammes des fig. 92-93), où la dispersion des points ne permet pas de proposer une courbe de variation unique. Il faut d'ailleurs remarquer que l'*Equus curvidens* de I. Sefve inclut *E. (A.) insulatus* de Bolivie, qui n'a été séparé que plus tard par M. Boule.

En outre, le sous-genre *Amerhippus* comprend vraisemblablement des espèces fossiles nord-américaines. En effet, chez *E. occidentalis* LEIDY 1865, redécrit par J. C. Merriam [1913], du Pléistocène de Californie, je crois reconnaître le caractère des incisives inférieures sur lequel j'ai fondé le sous-genre *Amerhippus*. Il est vraisemblable qu'une étude portant sur d'autres espèces de l'hémisphère N conduirait à rattacher quelques-unes d'entre elles au même sous-genre ; je ne suis pas en mesure de l'effectuer, mais, à la suite de ma première publication, le Dr G. G. Simpson m'apprend que M. Skinner, de la Frick Corporation, l'a entreprise.

En résumé, on peut admettre provisoirement, comme espèces constitutives du sous-genre *Amerhippus* :

1) Des Chevaux andins :

E. (A.) Andium WAGNER-BRANCO ; Pléistocène supérieur (Puninien) des Andes équatoriennes.

E. (A.) Martinei (SPILLMANN) ; Pléistocène moyen (Chichéen) des Andes équatoriennes.

E. (A.) insulatus AMEGHINO-BOULE ; Pléistocène inférieur (Tarijéen) de la Bolivie.

2) Des Chevaux de la zone basse intertropicale :

E. (A.) neogaeus LUND-SEFVE ; Pléistocène du Brésil oriental.

E. (A.) Santae-Elenae (SPILLMANN) ; Pléistocène supérieur (Carolinien) de l'Équateur occidental.

3) Des Chevaux de la zone tempérée australe :

E. (A.) curvidens OWEN ; Pampéen d'Argentine.

(Il conviendrait de définir exactement cette espèce et il faudrait sans doute placer auprès d'elle des formes voisines de l'Argentine, de l'Uruguay, du Chili et peut-être de la Bolivie, lesquelles demandent une description et une diagnose établies sur un matériel suffisant).

4) Des Chevaux de la zone tempérée boréale :

E. (A.) occidentalis LEIDY-MERRIAM ; Pléistocène de Californie.

(Il y aura peut-être lieu d'ajouter d'autres espèces nord-américaines que je n'ai pas eu la possibilité d'étudier).

CARACTÈRES DU SOUS-GENRE AMERHIPPUS. — Il est assez difficile de proposer dès à présent une diagnose complète du sous-genre *Amerhippus*. En effet, il est trop d'espèces, entre celles qui le constituent, qui sont insuffisamment connues ; de sorte que, parmi les caractéristiques observées, il n'est pas toujours possible de distinguer celles qui ont une simple valeur spécifique et celles qui doivent être considérées comme subgénériques. Je tenterai cependant d'établir ci-après une liste des caractères qui me paraissent les plus significatifs, quitte à réduire ou à augmenter cette diagnose, après les vérifications qui pourront être effectuées sur les diverses espèces dont la description précise reste à faire.

LES INCISIVES.

Je crois utile de rappeler que chez les Équidés modernes, sauf les Faux Couaggas, les incisives, supérieures ou inférieures, définitives ou temporaires, présentent à leur extrémité libre une cavité en forme de cône aplati, que l'on nomme cavité coronaire, ou cornet externe (par opposition au cornet interne qui correspond à la cavité pulpaire) (fig. 60). Les parois de cette cavité sont tapissées par une couche d'émail (cornet d'émail, émail central) qui correspond à un repli de l'émail périphérique. Enfin, le fond du cornet est rempli par une cheville de ciment. Quand les dents commencent à s'user, la cavité terminale persiste au centre de la surface d'usure, laquelle est formée d'ivoire bordé extérieurement et intérieurement par de l'émail (fig. 60 Ba). Plus tard, l'usure atteint le fond de la partie creuse du cornet ; à ce moment l'anneau d'émail central entoure une tache de ciment (fig. 60 Bc) : la dent est dite *rasée* ; cela se produit à 6 ans pour les pinces, à 7 pour les moyennes et à 8 pour les coins. Par la suite, l'émail central, avec son flot de ciment, se réduit progressivement en même temps qu'il émigre vers le bord postérieur. Finalement il disparaît complètement (fig. 60 Bd, e) : la dent est dite *nivelée* ; elle ne présente plus d'émail central, mais seulement une tache correspondante à l'ivoire secondaire, qui s'est formé dans l'ancienne pointe de la cavité pulpaire et que l'on nomme étoile dentaire ou étoile radicale (celle-ci avait déjà apparu dans les premiers stades, sous forme d'une tache allongée située entre l'émail central et l'émail périphérique antérieur). Le nivellement se produit à 13 ans pour toutes les incisives inférieures et pour les coins supérieurs, à 17 ans pour les pinces et les moyennes supérieures. Cette évolution s'accompagne et se poursuit par une modification dans la forme de la surface d'usure qui est successivement dite : elliptique, ovale, ronde, triangulaire et biangulaire.

En ce qui concerne les incisives de lait, l'évolution est très semblable mais, bien entendu, elle se produit à un âge plus précoce : à 2 ans toutes les incisives temporaires sont rasées par perte de leur cavité coronaire.

Les stades antérieurement décrits sont pratiquement généraux, au moins dans les sous-genres considérés : *Equus s. s.*, *Asinus*, *Hippotigris*, *Dolichohippus* et *Quagga s. s.* Cependant il peut se faire que le cornet externe des coins inférieurs soit ouvert en arrière ou même que sa muraille postérieure manque complètement ; dans ce dernier cas, il n'est pas possible pratiquement de définir un rasement ou un nivellement de cette dent. Nous allons voir que cette atrophie est totale dans toutes les incisives inférieures des deux autres sous-genres, *Pseudoquagga* et *Amerhippus*, où ces dents présentent une structure très aberrante.

Chez les Chevaux fossiles du sous-genre *Amerhippus*, les incisives supérieures, aussi bien les temporaires que les définitives, sont construites sur le même type que chez tous les *Equus s. l.* c'est-à-dire qu'elles présentent un cornet externe constant. Au contraire, toutes les incisives inférieures de la première et de la seconde dentitions sont dépourvues de cavité coronaire et par conséquent d'émail central. Il en résulte qu'on n'y observe pas la « marque » qui sert communément à déterminer l'âge des animaux. Celui-ci ne peut-être estimé avec quelque précision que par l'observation de l'éruption des dents successives et par l'aspect de la marque des

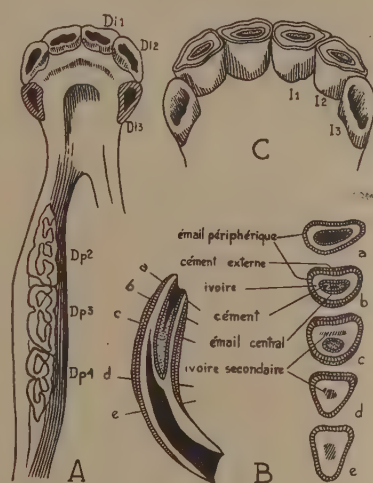


FIG. 60. — *Equus caballus* L.

A : dentition d'un poulain de 4-5 mois schématisée d'après BOURDELLE et BRESSOU. — B. coupe longitudinale d'une incisive inférieure définitive et aspect des surfaces d'usure successives. — C : incisives inférieures d'un Cheval prenant 5 ans.

incisives supérieures ; les incisives inférieures ne donnent que des indications imprécises par la forme de leur surface d'usure ¹.

L'absence constante et totale des cornets externes dans les incisives inférieures d'*Amerhippus* me paraît très significative. Il peut sembler surprenant que ce caractère fondamental ait échappé à l'observation des auteurs antérieurs. L'explication réside d'abord dans le fait que beaucoup de Mammalogistes accordent une importance trop exclusive à l'étude des dents molariformes et trop peu à la structure de détail des incisives. Par ailleurs, le caractère mentionné ne peut être apprécié que sur des pièces bien conservées et relativement jeunes : à partir de 13 ans — et cet âge est souvent dépassé dans les spécimens fossiles, — les vrais *Equus* eux-mêmes ont perdu toute trace du cornet externe et alors leurs dents ne présentent plus de différences notables avec celles des *Amerhippus* de même âge. Même avant cette limite, il peut se faire qu'une observation superficielle ou une conservation imparfaite conduise à confondre l'étoile radicale (ivoire secondaire) avec la marque due à l'émail central entourant le ciment.

Je passerai rapidement en revue les différentes espèces chez lesquelles le caractère en question peut être contrôlé ou soupçonné.

En ce qui concerne *E. (A.) Andium*, la fig. 61 A représente une branche mandibulaire d'un poulain d'environ 4 mois, très comparable par son stade de développement avec l'individu de *E. caballus* de la fig. 60 A. Tous deux possèdent leurs 3 dents molariformes de lait ; les incisives de lait Di_1 (perdue dans le fossile) et Di_2 ont atteint la table et commencent à s'user ; mais Di_3 (qui sort à 6 mois) est encore dans la gencive. On voit qu'alors que le Cheval moderne montre un cornet évident dans les diverses incisives de lait, celles du fossile en sont dépourvues. Chez *E. (A.) Andium*, la dent se termine en biseau, couvert par l'émail périphérique qui est épais sur la face antérieure et très mince sur la postérieure.

Les autres dessins de la figure 61 montrent des exemplaires d'âge plus avancé de la même espèce fossile :

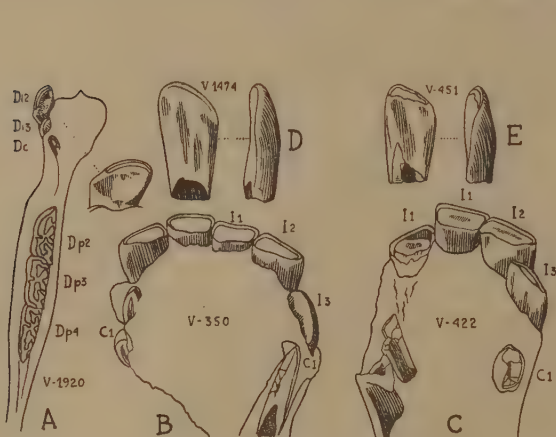


FIG. 61. — *Equus (Amerhippus) Andium* WAGNER-BRANCO. 3^e Interglaciale (Puninlen) de Punin (Chimborazo) :—

A : dentition inférieure d'un poulain de 4 mois. — B : incisives inférieures d'un exemplaire de 4 ans 1/2. — C : incisives inférieures d'un exemplaire de 5 ans. — D : une incisive inférieure (I_1 ?) vierge. — E : une incisive inférieure (I_3) légèrement usée. A : $\times 1/4$; B, C, D, E : $\times 1/2$.

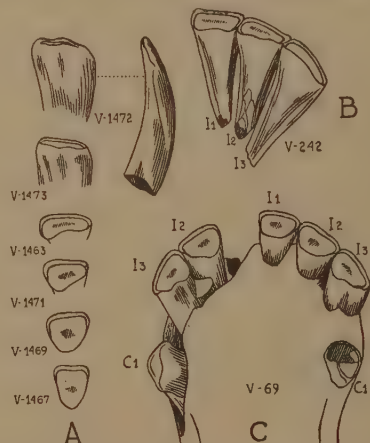


FIG. 62. — *Eq. (Amerhippus) Santa-Elenae* (SPILLM.). Pléistocène supérieur (Carolinien), La Carolina (Guayas).

A : une série d'incisives inférieures avec usure progressive. — B : les trois incisives inférieures droites d'un exemplaire d'environ 6 ans. — C : les incisives et canines inférieures d'un exemplaire de 10-12 ans. $\times 1/2$.

ils correspondent respectivement à 4 ans 1/2 (fig. 61 B) et 5 ans (fig. 61 C) comme le démontre le stade de développement des coins. A cet âge, les incisives définitives du Cheval moderne ne sont pas encore rasées et montrent clairement une cavité bordée par l'émail central (fig. 60 C). Au contraire, dans les dents du fossile andin, les surfaces d'usure, étroites et allongées transversalement à cause de la forme de la dent, ne présentent que l'émail périphérique (toujours mince sur la face postérieure), l'ivoire primaire et, de plus, dans les exemplaires plus usés, une tache centrale d'ivoire secondaire. Par ailleurs les coins du fossile, vierges ou à peine entamés, montrent clairement une forme de biseau, sans aucune ébauche de cornet externe.

1. Il convient d'ailleurs d'observer que les estimations d'âges effectuées sur les formes fossiles sont toujours relatives. Lorsqu'on attribue par exemple 5 ans à un *E. Andium*, cela signifie que l'état de sa dentition correspond à celui d'un Cheval actuel de 5 ans ; mais il n'est pas impossible que la croissance et l'usure des dents chez le fossile aient présenté des caractères chronologiques un peu différents.

La figure 61 D représente une incisive définitive vierge (probablement I_2 droite) et la figure 61 E une autre incisive (I_2 droite) légèrement usée. Toutes deux permettent d'apprécier leur forme très distincte de celle des mêmes éléments de *E. caballus*.

La figure 62 intéresse *E. (A.) Santae-Elenae*, l'espèce littorale du Pléistocène équatorien. Dans la figure 62 A, on observera diverses incisives à différents stades d'usure : la dent, d'abord en forme de biseau, montre ensuite une surface d'abrasion simple, avec l'émail périphérique entourant l'ivoire primaire ; plus tard apparaît l'ivoire secondaire sous forme d'une tache centrale ; enfin, l'incisive prend un aspect absolument comparable à celui qu'on connaît chez les vieux *E. caballus*, bien que l'émail postérieur soit toujours beaucoup plus mince chez le type sud-américain. Dans la figure 62 B sont représentées les 3 incisives inférieures droites d'un même individu, d'environ 6 ans (I_3 est déjà nettement usée), ce qui démontre que non seulement I_3 mais aussi I_2 et I_1 ont une structure semblable, très distincte de celle du Cheval moderne. Par contre l'individu de la figure 62 C, qui marque 10-12 ans, pourrait être facilement confondu avec un Cheval à dents nivelées si ce n'était que les incisives du fossile, tout en présentant une forme qui indique un âge inférieur à 13 ans, ne conservent aucune trace d'émail central.

Au cours d'un récent voyage, j'ai pu observer que les incisives inférieures des Chevaux de Tarija (*E. (A.) insulatus* et peut-être *E. (A.) cf. curvidens*), qui appartiennent à la collection Echazú de La Paz, sont également dépourvues de cavité coronaire. D'autre part, dans les collections du Muséum de Paris, j'ai étudié une branche mandibulaire d'un jeune poulain de Tarija (MPP, partie de 1907-15), dont les molariformes ont été figurées par M. Boule [1920, pl. XIII, fig. 3] ; il s'agit d'un animal très jeune avec les Di_1 peu usées, les Di_2 qui viennent d'atteindre la table et les Di_3 non encore sorties ; ces diverses dents de lait ont également une forme de biseau, sans trace de cornet externe.

En Argentine, les quelques pièces qu'il m'a été donné de voir, et qui correspondent probablement à *E. (A.) curvidens*, montrent le même caractère négatif. De toute façon je puis dire que, parmi toutes les mandibules de Chevaux fossiles sud-américains que j'ai observées, aucune ne présente de cornet externe ou d'émail central aux incisives inférieures ; certaines sont trop usées pour que le caractère soit étudiable, mais toutes les pièces suffisamment jeunes concordent avec l'affirmation précédente.

Je n'ai pas pu observer de matériel brésilien. Mais 2 incisives inférieures de *E. (A.) neogaeus*, figurées par J. Boas [1881, Tab. II, fig. 16-17] sous le nom de *E. lundii*, présentent exactement la même structure que celles des *Amerhippus* équatoriens. De ces deux dents, l'une est vierge, l'autre est à peine usée, de sorte que l'absence de toute trace de cornet externe y est très significative. I. Sefve [1912, p. 140], qui les a observées, a remarqué ce caractère insolite ; mais il les a considérées comme des I_3 chez lesquelles le cornet externe peut exceptionnellement disparaître, même chez les Chevaux vrais. On remarquera d'abord que, de toute évidence, I. Sefve a interprété ces pièces isolées comme des I_3 précisément à cause de l'absence de la cavité coronaire ; or, la dent de la figure 16 de Boas me paraît plutôt représenter une I_2 droite. D'autre part, même lorsque le cornet disparaît dans les coins inférieurs du Cheval moderne, il subsiste généralement, sur la face postérieure de la dent, un léger relief qui correspond au vestige de la lèvre postérieure atrophiée ; rien de semblable ne s'observe dans les dents fossiles du Brésil. Il apparaît donc que *E. (A.) neogaeus* présentait lui aussi le caractère observé chez les divers *Amerhippus* sud-américains.

En ce qui concerne les fossiles nord-américains, la même particularité paraît exister chez *E. occidentalis* LEIDY, tel qu'il a été redécrit par J. C. Merriam [1913], sur un bon matériel de Rancho La Brea (Californie). A ce sujet, J. C. Merriam s'exprime dans ces termes : « In none of the specimens available does the third lower incisor show evidence of formation of an inner fold or cup. The third upper incisor always shows a strongly marked cup. » C'est là une observation intéressante par sa généralité. Mais de plus, il semble que le caractère s'applique aussi aux autres incisives inférieures. En effet, si l'on considère la figure 63, dans laquelle ont été reproduites en partie les figures 6 et 11 de Merriam, on note que le cornet externe n'est figuré dans aucune dent. Il peut s'agir d'un oubli du dessinateur, mais c'est peu probable car le détail considéré est représenté dans les incisives supérieures [Merriam, 1913, fig. 3]. Il ne peut pas s'agir non plus de dents dont le cornet aurait disparu par nivellement : en effet l'exemplaire de la figure 63 A (fig. 11 de Merriam) correspond à un

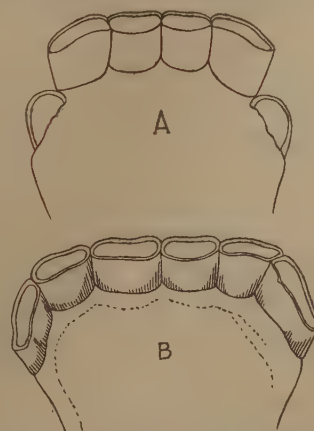


FIG. 63. — *Equus (Amerhippus) occidentalis* LEIDY, Pléistocène, Rancho La Brea (Californie).

A : incisives inférieures d'un exemplaire de 4 ans 1/2, d'après MERRIAM [1913, fig. 11]. — B : incisives inférieures d'un exemplaire de 6-8 ans, d'après MERRIAM [1913, fig. 6]. $\times 1/2$.

individu encore jeune, de 4 à 5 ans, car les I_3 n'ont pas encore atteint la table d'usure : s'il s'agissait d'un vrai *Equus*, I_1 et I_2 devraient encore présenter une cavité centrale. Quant au spécimen de la figure 63 B, il est difficile de fixer son âge exact, précisément par suite de l'absence d'émail central visible ; mais la forme des dents conduit à admettre 6 à 8 ans comme chiffres limites ; de telle sorte que, ici encore, on devrait observer des dents rasées, mais non nivelées. Le plus probable est que, pour n'être pas classique, le caractère a échappé à J. C. Merriam ; d'autant plus que I_1 et I_2 , avec leur usure précoce, attirent peu l'attention, tandis que I_3 , qui n'atteint la table qu'à 5 ans, a plus de chances de se présenter à l'état vierge ou peu usé et, par suite, très significatif. Il sera nécessaire de contrôler la présente observation, mais il me paraît hautement probable que *E. occidentalis* se rattache au sous-genre *Amerhippus*. Il est également vraisemblable que la même conclusion pourra s'étendre à d'autres espèces pléistocènes nord-américaines, sur lesquelles je n'ai pas la documentation nécessaire.

En résumé, le sous-genre *Amerhippus*, chez qui l'absence du cornet externe aux incisives inférieures paraît constante, comprendrait tous les Chevaux sud-américains antérieurement considérés comme de vrais *Equus* ou des *Neohippus*, et également quelques formes nord-américaines. Pour interpréter correctement cette particularité, il convient de comparer *Amerhippus*, sur la base du même caractère, avec les genres éteints d'Équidés et aussi avec les *Pseudoquagga* actuels.

Après les observations précédentes, il est surprenant de noter que le cornet externe s'observe dans les incisives inférieures de presque tous les genres équiformes nord-américains, depuis le Miocène. Chez *Merychippus* du Miocène moyen, ces cornets existent dans toutes les incisives inférieures, définitives ou temporaires (voir H. F. Osborn [1918], fig. 84, p. 110 : *M. labrosus* COPE ; fig. 93, 2, p. 119 : *M. missouriensis* DOUGLAS), mais en général ils sont ouverts postérieurement dans I_3 . Le même caractère s'observe chez *Protohippus* du Pliocène inférieur (voir Osborn [1918], fig. 108, p. 135 : *Pr. niobrarensis* GIDLEY ; dans cette figure I_1 et I_2 sont rasées, mais I_3 montre encore un reste de cornet). Je n'ai malheureusement aucun renseignement sur *Pliohippus* à ce sujet. Dans le genre *Hipparion* du Miocène et du Pliocène (voir Osborn [1918], fig. 139, p. 175 : *H. Condoni* MERRIAM ; fig. 142, p. 180 : *H. gratum* LEIDY ; fig. 145, p. 182 : *H. dolichops* GIDLEY), le caractère est constant chez I_1 et I_2 , tandis que I_3 en général a perdu son cornet. Cette dernière observation me paraît significative. En effet, il est avéré que les espèces qui constituent le sous-genre *Amerhippus*, et d'une façon générale celles du genre *Equus* s. l., descendent des genres néogènes nord-américains. Il en résulte que l'absence du cornet ne peut être considérée comme un caractère primitif conservé par certains Équidés quaternaires ou modernes depuis une souche reculée. Il faut l'interpréter comme une évolution régressive : certaines lignées montrent à ce sujet une perte du cornet qui n'intéresse que I_3 chez *Hipparion* et exceptionnellement chez *Equus* s. s. ; au contraire elle s'étend à I_2 et I_1 et aussi aux dents de lait correspondantes chez *Amerhippus*. On peut considérer cette perte généralisée comme la marque d'un phylum particulier aux dépens duquel s'est effectuée la migration quaternaire vers la région néotropicale.

Nous avons vu plus haut que le cornet externe est constant dans toutes les incisives, à l'exception d'une régression éventuelle dans I_3 , chez les sous-genres *Equus* s. s., *Asinus*, *Hippotigris*, *Dolichohippus* et *Quagga* s. s. Par contre, j'ai montré [Hoffstetter, 1950 c] que les incisives inférieures sont totalement privées de cornet externe chez les divers représentants du sous-genre *Pseudoquagga*. Ce dernier, seul dans la faune actuelle, est absolument identique à *Amerhippus* quant à ce caractère. J'ai observé celui-ci chez les incisives de lait du Zèbre de Böhm et sur les dents définitives des Zèbres de Grant, de Foa et de Pocock ; et c'est sur cette base que j'ai séparé les Faux Couaggas est-africains des Couaggas sud-africains.

Il convient maintenant de confronter ces diverses données pour essayer d'établir les relations qui peuvent exister entre les sous-genres *Amerhippus* et *Pseudoquagga*. On verra plus loin que bien d'autres analogies peuvent être relevées entre les deux groupes, ce qui tendrait à leur sup-

poser une affinité très étroite. Il faudrait alors admettre qu'un même phylum, né en Amérique du Nord, et séparé des vrais Chevaux, aurait émigré à la fois vers l'Amérique du Sud et vers l'Afrique orientale. Une telle hypothèse est invraisemblable ; elle exigerait en tout cas des preuves paléontologiques concernant un maillon nécessaire européen ou asiatique. Nous ne l'avons pas encore. Les quelques pièces du Pliocène supérieur de Chine et d'Auvergne que j'ai pu observer au Muséum de Paris ont toutes des incisives inférieures du type Cheval. Mais l'avenir peut évidemment nous faire connaître d'autres documents.

Je crois cependant beaucoup plus probable que nous ayons affaire à un phénomène de convergence homoplasique, dont on connaît bien d'autres exemples. La souche commune nord-américaine a pu donner naissance à deux lignées distinctes qui possédaient en puissance des possibilités évolutives semblables. Si nous nous limitons à considérer la perte du cornet dentaire externe, nous admettons que celle-ci s'est réalisée précocement en Amérique du Nord, et c'est un rameau spécialisé dans ce sens qui a émigré en Amérique du Sud pour y donner le sous-genre *Amerhippus*. Au contraire, le peuplement de l'Ancien Monde aurait été assuré par des *Equus s. l.* à incisives inférieures encore munies d'un cornet externe. Ce groupe se serait diversifié dans son nouvel habitat, et ce n'est que plus tard, à partir de certains Zébrins, que se serait différenciée une sorte de réplique d'*Amerhippus*, sous la forme des *Pseudoquagga* est-africains. On ne peut en effet nier la similitude d'aspect entre vrais et faux Couaggas, qui a même conduit divers auteurs à les réunir spécifiquement ; une telle ressemblance, jointe à la contiguïté des habitats, parle en faveur d'une séparation assez récente. Mais il est évident que ces diverses hypothèses ne pourront être discutées que sur la base d'arguments paléontologiques.

LES DENTS MOLARIFORMES. — La formule dentaire d'*Amerhippus* est la même que celle du genre *Equus* en général. On y trouve normalement 6 dents molariformes (P2-M3) sur chaque demi-mâchoire. La présence d'une première prémolaire supérieure (ou plus probablement d'une Dp¹ persistante) est toujours exceptionnelle ; elle se rencontre cependant avec une certaine fréquence chez l'espèce de Tarija, *E. (A.) insulatus* ; mais elle est également assez banale chez les Chevaux fossiles d'Europe et chez les vrais et faux Couaggas. La persistance de la dent homologue inférieure (Dp₁) est toujours beaucoup plus rare ; M. Boule en a retrouvé un vestige chez *E. (A.) insulatus*. Je l'observe également chez le Cheval fossile de Senèze et parfois chez les *Pseudoquagga* actuels, où le petit cône qui la représente est toujours étroitement voisin de Dp₂.

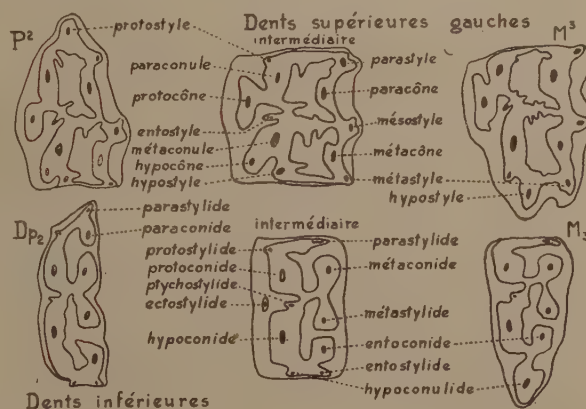


FIG. 64. — Schémas de dents molariformes gauches d'Équidés.
Nomenclature des cuspidés.

En ce qui concerne la nomenclature de détail des dents, je ne discuterai pas ici les divers systèmes proposés. J'utiliserai les termes classiques que l'on trouvera dans la figure 64. On verra que, en ce qui concerne les molariformes inférieures, j'y inclus le ptychostylide récemment proposé par C. Arambourg pour désigner le petit pli que l'on trouve parfois dans le sillon interlobulaire externe et qui est homologue du pli caballin des dents supérieures ; en effet, ce dernier auteur réserve le nom d'ectostylide pour la colonnette isolée que l'on trouve parfois en face du même sillon, chez les dents de lait d'*Hipparion* par exemple, et qui peut coexister avec le ptychostylide ; en fait, il s'agit vraisemblablement d'un seul élément parfois divisé, parfois atrophié, car il est

fréquent d'observer, sur des molaires de Cervidés usées, un ectostylide relié par un isthme au fond du sillon interlobulaire, isthme qui correspond évidemment au ptychostylide de *C. Arambourg* ; de toute façon, il est commode de disposer des deux termes pour désigner les deux parties lorsqu'il y a disjonction, ou l'une d'elles lorsqu'il y a atrophie partielle.

Je n'ai pas rencontré, dans la morphologie des molaires d'*Amerhippus*, de caractères qui soient vraiment propres au sous-genre. En effet, comme l'a montré M. Boule dans son excellente description de *E. (A.) insulatus*, les particularités de celui-ci (que l'on retrouve chez la plupart des espèces d'*Amerhippus*) permettent de distinguer les Chevaux sud-américains de l'*E. caballus*, mais non du genre *Equus*, ni même de l'ensemble des Chevaux de l'Ancien Monde : la plupart de ces caractères se retrouvent chez les Zébrins actuels et chez les Chevaux fossiles d'Europe. Il serait cependant téméraire de voir dans cette analogie une indication de parenté directe. Il s'agit bien plutôt de caractères ancestraux, conservés indépendamment par des rameaux différents, mais perdus chez le Cheval moderne.

Il peut cependant être utile de noter rapidement les caractères qui offrent une certaine généralité dans le sous-genre *Amerhippus*.

En ce qui concerne les dents supérieures, le pilier interne, ou protocône, est très dissymétrique ; il est beaucoup plus développé postérieurement qu'antérieurement, ce qui l'éloigne de *E. caballus* et le rapproche de *E. Stenonis*. Son bord interne ne présente jamais la profonde sinuosité fréquente chez les Zébrins. D'autre part, le bord postéro-externe du même élément, qui longe le sillon interlobulaire, forme généralement une saillie gibbeuse et peut même se compliquer, par exemple dans M^1 et M^2 de *E. (A.) Santae-Elenae*. Sur le flanc externe, le parastyle et le mésostyle sont toujours simples (avec cependant une exception, éventuellement, pour le mésostyle de P^2), comme chez les Zébrins et chez *E. Stenonis*, tandis qu'ils sont divisés par un sillon longitudinal chez *E. caballus*. La muraille qui les réunit a une forme arrondie, de type caballin, tandis qu'elle est plus aplatie chez les Asiniens. Dans la dernière molaire, M^3 , l'hypostyle est toujours plus fortement développé vers l'arrière que le métastyle ; de sorte que le flanc postérieur de la dent est profondément échancré par un sillon vertical ; d'autre part l'angle formé par la muraille externe et le bord postérieur est obtus ; on retrouve une disposition semblable, mais souvent moins accusée, chez les Zébrins et chez les Chevaux fossiles européens, mais non chez le Cheval moderne où l'hypostyle est peu développé, avec comme conséquence la formation d'un angle aigu entre les bords externe et postérieur de la dent. Notons enfin que le pli caballin ou entostyle est pratiquement constant chez *Amerhippus* comme chez les Chevaux et les Zèbres, tandis qu'il manque généralement chez les Anes.

Les molariformes inférieures sont plutôt courtes et larges. Le protoconide et l'hypoconide ont une muraille externe moins aplatie que chez *E. caballus* ; ils sont plus semblables par leurs contours arrondis à ceux de *E. Stenonis*. On y note la présence très fréquente d'un petit pli antéro-externe, le protostylide, qui n'est pas, comme l'avait cru W. Branco, caractéristique de *E. (A.) Andium* puisque je l'observe chez les espèces *insulatus*, *Santae-Elenae* et *neogaeus* et fréquemment chez les Zébrins actuels. Le métaconide est toujours largement arrondi ; le métastylide, également très ample, forme généralement une pointe postéro-interne ; l'entoconide est également bien développé ; la forme de ces éléments internes rappelle plutôt les Zébrins et les Chevaux fossiles que *E. caballus*. Le golfe qui s'ouvre entre le métastylide et l'entoconide reste simple, au moins dans les vraies molaires. Le ptychostylide est moins constant et moins développé que chez les Chevaux et les Zèbres actuels. Il n'y a jamais d'ectostylide.

En général, les replis d'émail des dents d'*Amerhippus* sont peu compliqués. Mais cette notion est assez relative : en effet, on peut observer des différences entre les espèces de tailles plus ou moins grandes, une certaine complication des dents accompagnant généralement l'augmentation de taille ; et même des différences sensibles se notent dans une même espèce, en relation avec la taille de l'individu. Par ailleurs l'usure d'une même dent se traduit par une simplification progressive.

Il convient de répéter que l'étude morphologique des dents jugales chez les Chevaux, qui a tant retenu l'attention des spécialistes, conduit à des résultats plutôt décevants. Quand on s'adresse à des formes voisines, les variations individuelles ont une telle importance et les différences spécifiques sont si minimes qu'il est pratiquement impossible de séparer les espèces sur

cette base ou d'établir des relations phylogéniques entre des groupes distincts. Nous venons de voir, par exemple, que bien des caractères communs apparaissent entre les molaires des *Amerhippus* sud-américains, celles de *E. Stenonis* d'Europe et celles des Zébrins actuels d'Afrique. Il se peut que ce soit là une indication de parenté étroite entre les trois groupes ; mais il serait téméraire d'en tirer des conclusions hâtives en ce qui concerne le détail de l'arbre généalogique des Chevaux.

LE CRANE ET LA MANDIBULE. — En ce qui concerne la morphologie crânienne, on a beaucoup insisté, dans la classification des Équidés, sur les proportions de la tête osseuse. C'est essentiellement sur la base de l'indice céphalique par exemple qu'on a séparé, parmi les Zébrins, le sous-genre *Dolichohippus* dont le crâne est particulièrement allongé. Sur cette même base, A. Cabrera [1931 a] a montré que *E. (A.) curvidens* d'Argentine est une forme très dolichocéphale, à indice céphalique bas, dont les affinités les plus grandes seraient précisément avec le Zèbre de Grévy. En réalité, le caractère considéré vaut sans doute pour l'espèce pampéenne, mais ne peut être étendu à tout le sous-genre *Amerhippus*. Nous verrons, en effet, que la petite espèce *E. (A.) Andium* est plutôt comparable par son indice céphalique au Cheval arabe ou au Faux Couagga, et que sa tête est en général plutôt plus large que celle des Zèbres vrais ou des Couaggas. Il faut en conclure que, chez *Amerhippus* comme chez les *Equus* en général, ce caractère est très variable avec la taille ; on remarque en effet que, dans un même groupe, les animaux de petite taille ont une tête large et courte, les animaux plus forts ont une tête étroite et allongée : c'est particulièrement évident quand on compare, dans l'espèce *E. caballus*, les Chevaux de type léger et les Chevaux lourds. Cependant la marge de variation observée chez *Amerhippus* se compare surtout à celle des Chevaux ou des Zébrins et n'atteint jamais les chiffres trouvés chez les Anes, où la tête est fortement élargie.

Le profil supérieur crânien de *Amerhippus* est assez uniforme dans les différentes espèces où l'on peut l'observer : *Andium*, *insulatus*, *curvidens* et *occidentalis*. Il appartient au type « moutonné » des hippologues, c'est-à-dire qu'il présente un front et un chanfrein busqués ; en d'autres termes le frontal et les nasaux dessinent deux convexités séparées par une ligne concave au-dessus du trou infraorbitaire. Ce profil se retrouve chez les Zébrins actuels, en particulier chez les vrais et faux Couaggas et le Zèbre de Grévy. D'après A. Cabrera, on ne l'observe pas chez les Chevaux sauvages actuels ou chez les fossiles européens où le profil est presque rectiligne ; le type moutonné n'apparaît chez *E. caballus* que dans certaines races domestiques.

Remarquons d'ailleurs que ce profil s'accompagne, chez *Amerhippus*, d'une disposition du frontal assez particulière. Cet élément osseux est en effet nettement convexe non seulement dans le sens longitudinal, mais aussi transversalement. De sorte qu'il s'abaisse latéralement et que de ce fait l'orbite occupe une position particulièrement basse, comme l'avait déjà observé W. Branco chez *E. (A.) Andium*. C'est là une disposition qui n'atteint jamais le même degré chez les autres sections du genre *Equus*. A cet égard, les sous-genres *Pseudoquagga*, *Quagga* et *Dolichohippus* sont, dans la faune actuelle, les plus proches de *Amerhippus* ; tandis que les Anes, avec une orbite placée très haut, représentent le pôle opposé.

La partie crânienne de la tête osseuse de *Amerhippus* est caractérisée par une flexion vers le bas par rapport à la région faciale, comme si ces animaux avaient conservé dans une certaine mesure un caractère foetal d'*Equus*. Il en résulte que, le palais étant horizontal, le point le plus haut du crâne se trouve au milieu du frontal. On retrouve un aspect comparable chez les Couaggas, les Pseudo-Couaggas et les Zèbres de Grévy ; au contraire, dans les autres sections du genre *Equus* s. l., le profil s'élève jusqu'à la région pariétale, en

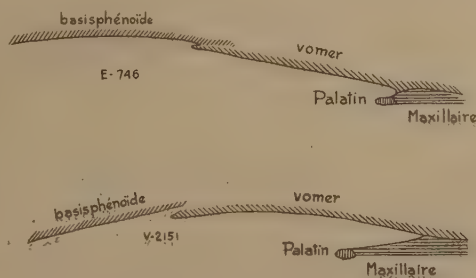


FIG. 65. — Comparaison de la disposition du vomer (coupe longitudinale) chez *Equus* s. s. et chez *Amerhippus*. Semi-schématique. $\times 1/4$.

E. 746 : cheval domestique de l'Équateur. — V. 2151 : *Equus (Amerhippus) Andium*, Puninien de Chalan, Punin (Chimborazo).

arrière du bregma. En rapport avec la flexion considérée, le bord inférieur du basisphénoïde et du basioccipital est nettement incliné vers l'arrière. La protubérance occipitale forme une saillie très marquée au-dessus des condyles, accentuée par l'importance de toutes les crêtes d'insertion musculaire. On peut encore citer, comme conséquence de cette courbure crânienne, la direction de l'apophyse paroccipitale qui est verticale ou même inclinée vers l'avant, au lieu d'être dirigée vers l'arrière comme chez *E. caballus*. Cet ensemble de caractères, qui distinguent facilement *Amerhippus* de *Equus s. s.* (au moins dans ses formes sauvages), se retrouve, mais à un moindre degré, chez les Couaggas, Pseudo-Couaggas et le Zèbre de Grévy. On observe aussi une disposition comparable chez les Chevaux domestiques du type dit « busqué ».

C'est probablement comme un caractère corrélatif de la flexion crânienne qu'il faut interpréter une autre particularité d'*Amerhippus*, que j'ai déjà signalée [Hoffstetter, 1950 a, p. 446-447] et qui concerne la disposition du vomer. On remarquera d'abord que la lame postérieure de cet élément n'est pas étroitement appliquée contre le basisphénoïde ; elle est au contraire décollée, de sorte que, dans les formes américaines, il apparaît une véritable fosse au fond de l'incisure vomérienne. Mais *Amerhippus* est surtout caractérisé par les particularités de la double lame antérieure (*alae vomeris*), qui sépare les fosses nasales. Cette double lame présente un bord inférieur arrondi et non tranchant ; elle ne se prolonge pas en arrière sur le corps du vomer ; mais surtout elle est largement arquée dans le sens longitudinal, passe très au-dessus des palatins et ne vient rejoindre les maxillaires que très en avant de la suture palatino-maxillaire, à quelque 5 cm du bord antérieur de l'échancrure postpalatine, c'est-à-dire au niveau de la première moitié de P⁴ (fig. 65). C'est là une disposition très spéciale. Chez les vrais Chevaux, les *alae vomeris*, tranchantes sur leur bord inférieur, prolongées vers l'arrière sur le corps du vomer, ont un profil presque rectiligne et viennent s'appuyer sur la *crista nasalis* qui débute dans le domaine des palatins. La jonction peut être reportée un peu plus en avant chez les faux Couaggas, les vrais Couaggas et Zèbres vrais, sans jamais atteindre le déplacement extraordinaire observé chez *Amerhippus*. Le caractère considéré paraît général dans le sous-genre, car je le retrouve aussi bien chez une espèce andine comme *E. (A.) Andium* que chez une forme de plaine tropicale comme *E. (A.) Santae-Elenae* ; s'il se révèle constant, comme il est probable, il pourrait entrer dans la diagnose de *Amerhippus* et servir en particulier à séparer celui-ci du sous-genre *Pseudoquagga*.

On relève encore dans le crâne d'*Amerhippus* quelques autres particularités. En avant de l'orbite existe généralement une dépression qui peut être très nette, mais dont il ne subsiste parfois qu'un vestige. Le bord supérieur de l'apophyse zygomatique dessine une expansion vers l'arrière beaucoup plus marquée que chez le Cheval ou l'Ane, mais que l'on retrouve chez les Zébrins. Sur le palais, les processus palatins des prémaxillaires sont remarquablement robustes. Les forams palatins majeurs débouchent toujours au niveau de M² comme chez *Plihippus* (voir Osborn [1918], fig. 130, p. 133 : *Pl. leidyani* OSBORN) ; les mêmes orifices atteignent le niveau de M¹ chez *Protohippus* du Pliocène inférieur (voir Osborn [1918], fig. 103, p. 131 : *Pr. perditus* LEIDY) ; au contraire chez *E. caballus*, on les trouve plus en arrière au niveau de M³, tandis que chez les Zébrins leur position varie entre les stades représentés par *Amerhippus* et *Equus s. s.* Il semble donc que l'évolution se fait par un déplacement progressif de ces forams vers l'arrière.

La mandibule d'*Amerhippus* est toujours particulièrement puissante, avec une forme relativement courte et haute quand on la compare aux Chevaux modernes.

LE SQUELETTE DU TRONC ET DES MEMBRES. — D'une façon générale les os d'*Amerhippus*, au moins dans les espèces sud-américaines étudiées, sont relativement trapus par rapport à ceux des Équidés actuels ou des *Equus* fossiles de l'hémisphère Nord. Ce caractère apparaît non seulement chez les espèces de montagne, mais aussi chez les formes de plaine où il est cependant moins accusé.

A propos de *E. (A.) neogaeus*, J. Boas [1881] avait déjà remarqué que les vertèbres cervicales étaient relativement plus courtes que celles du Cheval. Je retrouve ce même caractère chez les espèces équatoriennes (fig. 76 A et C), et il est possible qu'il soit général chez *Amerhippus*.

L'aspect massif est particulièrement sensible sur les os longs, comme on le verra dans les figures 77, 78 et 82, où les fossiles équatoriens sont comparés à un Cheval actuel.

En ce qui concerne les proportions du squelette, on observe un raccourcissement des segments distaux beaucoup plus marqué que chez aucun autre sous-genre de *Equus*. Le radius est nettement raccourci. Mais le phénomène intéresse surtout les métapodes, comme il apparaîtra dans l'étude détaillée des espèces.

[1] On relève quelques particularités morphologiques dans les os des membres. Je ne citerai ici que celles qui me paraissent les plus significatives. Dans l'humérus, la saillie postérieure épitrochléenne est rabattue sur la cavité olécrânienne, accentuant ainsi une disposition qui n'est qu'ébauchée chez l'Ane et divers Zébrins.

Dans les métatarsiens, l'extrémité distale est rejetée vers l'arrière, alors qu'elle est droite chez le Cheval et à peine fléchie chez divers Équidés actuels ; corrélativement la face antérieure montre des fossettes bien marquées au-dessus de l'articulation. Les phalanges terminales sont longues, élevées et étroites, et présentent une sole plantaire concave ; morphologiquement elles rappellent surtout celles des Couaggas et plus encore celles des Faux Couaggas ; elles diffèrent nettement de celles du Cheval comme aussi de celles des Zèbres vrais.

CARACTÈRES DIAGNOSTIQUES DU SOUS-GENRE AMERHIPPUS. — Par la morphologie de ses incisives inférieures, *Amerhippus* se distingue clairement des sous-genres *Equus s. s.*, *Asinus*, *Hippotigris*, *Dolichohippus* et *Quagga s. s.*, dont il diffère d'ailleurs par de nombreux autres caractères morphologiques. Ses affinités les plus étroites sont avec le sous-genre *Pseudoquagga*. Parmi les caractères distinctifs les plus remarquables on peut citer : la disposition particulière du vomer, le raccourcissement extraordinaire des segments distaux des membres et la flexion distale des métatarsiens beaucoup plus accentuée.

Mises à part ces quelques particularités, il faut reconnaître une ressemblance surprenante entre *Amerhippus* et *Pseudoquagga*. Certains des caractères communs qu'on relève, par exemple dans la morphologie crânienne ou dans la structure des molariformes, représentent sans doute un fonds ancestral commun et se retrouvent d'ailleurs chez divers Zébrins. Mais d'autres, comme la perte du cornet externe aux incisives inférieures, sont interprétés ici comme un phénomène de convergence homoplasique.

Equus (Amerhippus) Andium WAGNER-BRANCO 1883.

Fig.-texte 61, 65-83 et 92-93.

= *Equus fossilis Andium* A. WAGNER [1860, p. 336-338] (*nomen nudum*).

= *Equus Quitensis* WOLF [1875, p. 155] (*nomen nudum*).

= *Equus Andium* (A. WAGNER) BRANCO in Branco [1883, p. 20-110, tabl. I-XII, pl. II-XI] ; Wolf [1892, p. 373, *nec p.* 287] ; Etzold [1907, p. 533, pl. 37] ; Selve [1912, p. 167 et suiv.] ; Anthony [1925, p. 316] ; Hoffstetter [1948 b, p. 23 ; 1949 a, p. 93] ; etc.

= *Neohippus andium* (BRANCO). Spillmann [1931, p. 46-50, pl. 11-12 ; 1938, p. 373, 379-382, fig. 1 A].

= *Hippidium Jijoni* SPILLMANN [1931, p. 50-52].

= *Neohippus rivadeneirae* SPILLMANN [1938, p. 386-388, fig. 1 C].

= *Neohippus postremus* SPILLMANN [1938, p. 389-391, fig. 1 E].

= *Amerhippus andium* (WAGNER-BRANCO). Hoffstetter [1950 a, p. 426-453, fig. 2] (génotype).

HISTORIQUE ET SYNONYMIE. — Parmi les fossiles récoltés par Moritz Wagner en 1859, dans un petit ravin du páramo de Sisgún, au pied SE du Chimborazo, à plus de 3.300 m d'altitude, A. Wagner mentionne quelques restes de Chevaux et fait une communication à ce sujet en 1860. Il cite un fragment postérieur de crâne, des morceaux de mandibules et des dents inférieures (une série de 3 prémolaires mesure 2" 11''' de long), une extrémité distale d'humérus (dont l'articulation mesure 2" de largeur), un olécrâne et une moitié distale de radius. Il compare ces restes avec le Couagga actuel, surtout à cause de leur taille, mais il avoue ne pouvoir signaler aucune différence entre ce Cheval andin et l'*Equus fossilis* d'Europe. Il considère cependant le premier, comme une forme particulière qu'il nomme *Equus fossilis Andium* subsp. nov. Aucune figure n'accompagnant la publication, et aucune description précise n'étant donnée, cette appellation constitue évidemment un *nomen nudum*. On pourrait même se demander si cette forme correspond bien à l'espèce décrite plus tard sous le même nom par W. Branco, car ce dernier auteur ne semble pas avoir examiné et comparé les pièces observées par A. Wagner, et d'autre part le gisement exploré par M. Wagner n'a jamais été retrouvé. Il est cependant hautement probable que ce dernier corresponde au 3^e Interglaciaire et que, par conséquent, le Cheval qui y figure appartienne bien à l'espèce puninienne définie postérieurement par W. Branco ; d'autant plus que, des deux dimensions données par A. Wagner, la longueur des prémolaires entre dans la marge de variation du fossile de Punín, tandis que la largeur distale de l'humérus est même inférieure à celle qu'accuse ce dernier, ce qui tendrait à faire attribuer la pièce à un jeune.

En 1871, T. Wolf récolte d'abondants restes de Chevaux dans le haut plateau quiténien et surtout dans le « ravin ossifère » de Punín près de Riobamba. Il leur attribue en 1875 le nom de *Equus Quitensis* n. sp., en annonçant la description et les figures dans un travail en préparation, qui n'a jamais été publié. Il indique simplement [1875, note 4, p. 155] que ce Cheval « ne concorde avec aucune espèce vivante ou fossile. Il est plus petit mais, dans toutes ses parties, plus massif et plus robuste que *Equus caballus* ». Cette courte diagnose, pour insuffisante qu'elle soit, permet de reconnaître l'espèce étudiée par W. Branco, la seule d'ailleurs qui ait jamais été rencontrée dans le gisement de Punín.

Le matériel récolté par W. Reiss et A. Stübel, également à Punín, permet à W. Branco de faire une étude consciencieuse de ce Cheval fossile. L'auteur lui attribue le nom de *Andium* proposé par A. Wagner, et conserve à ce dernier la paternité de l'appellation, tout en élevant son rang de sous-espèce à espèce. Il est évident que le travail de Branco, le premier qui comporte une description et une illustration, constitue la véritable création de l'espèce. L'auteur légitime en est Branco, mais on peut conserver en outre le nom de A. Wagner cité originellement. De toute façon la date de l'espèce est 1883 et non 1860. W. Branco a cité en synonymie le nom proposé par T. Wolf, ce qui est parfaitement justifié. Mais il a ajouté, avec un point d'interrogation, celui de *Equus Lundi* BOAS 1881 (c'est-à-dire *E. (A.) neogaeus* LUND 1840) du Brésil ; cette dernière synonymie est insoutenable car, si *Andium* représente le plus petit *Amerhippus* sud-américain, au contraire *neogaeus* est la plus grande forme du même groupe.

C'est sous le nom de *Equus Andium* que l'espèce équatorienne est citée postérieurement par F. Ameghino [1889] ; par T. Wolf [1892], qui lui rattache à tort le Cheval de la côte ; par F. Etzold [1907], qui figure un crâne et une branche mandibulaire incomplets ; par I. Sefve [1912], qui le retient comme l'une des trois espèces reconnues par lui en Amérique du Sud ; par M. Boule [1920] qui considère le Cheval de Tarija comme une race de l'espèce de Punín ; par H. E. Anthony [1925] ; et d'une façon générale par tous les auteurs classiques.

En 1931 et 1938, F. Spillmann place l'espèce dans le genre *Neohippus* d'Abel, pour suivre « la nouvelle nomenclature, étant donné qu'il ne s'agit pas d'un véritable *Equus*, mais d'un Équidé américain typique, sans relation phylogénique directe avec *Equus* » [Spillmann, 1931, p. 46-47]. Il en figure quelques pièces provenant de Chalán : une portion antérieure de crâne [1931, 11^e pl.], diverses « PM² » [1931, 12^e pl.] dont une au moins est en réalité une Dp² ; une « P¹ » [1938, fig. 1 A] qui est vraisemblablement une dent de lait. Il est révélateur de constater que, dans la collection Spillmann et dans ses écrits, toutes les pièces rapportées à cette espèce proviennent de Chalán ; par contre les Chevaux récoltés dans d'autres gisements sont toujours attribués à des espèces distinctes, en général une par localité. Le catalogue des pièces de la collection comporte d'ailleurs des erreurs notables : des dents inférieures sont parfois nommées supérieures ; tous les métapodes fossiles sont classés comme métacarpiens ; deux soi-disant métatarsiens de la même espèce (ils ont été trouvés à Chalán !) appartiennent en réalité à un *Equus* moderne ; enfin, divers éléments du carpe et du tarse de *Palaeolama Reissi* reçoivent également l'appellation « *Neohippus andium* ». Dans ses publications, l'auteur n'ajoute pratiquement rien à notre connaissance de l'espèce, mais, contre toute évidence, il la considère comme « le Cheval de la plus ancienne période glaciaire de l'Équateur » [Spillmann, 1938, p. 373 et 379].

Dans son premier travail, F. Spillmann [1931, p. 50-52] fonde, en outre, l'espèce *Hippidium Jijoni* sur une petite mandibule trouvée à La Magdalena (gis. 16). J'en ai parlé précédemment : il s'agit incontestablement de *E. (A.) Andium*.

En 1938, le même auteur crée 4 espèces de « *Neohippus* » dont deux sont en réalité des synonymes de *E. (A.) Andium*. Il s'agit, comme je l'ai signalé dès 1948 (Hoffstetter, 1948 a, note 1, p. 23), de « *Neohippus rivadeneirae* » et de « *Neohippus pastremus* ».

« *Neohippus rivadeneirae* » SPILLMANN [1938, p. 386-388, fig. 1 C] est considéré comme « le Cheval de la seconde ou dernière période glaciaire principale ». Le matériel a été récolté à « Yanu Chico » (en réalité Llano Chico, gis. 10), au N de Quito. Il consiste en une partie droite du crâne, avec la série P⁴-M³, et de plus les dents gauches P⁴-M³ du même individu, matériel que je désigne comme lectotype de l'espèce, et qui est conservé à l'EPN sous le n° V. 78. L'auteur signale en outre quelques vertèbres et un métatarsien gauche que je n'ai pas localisés avec certitude. La figure originale, qui prétend représenter la P⁴ gauche du type, est très peu fidèle (comparer ici avec V. 78, fig. 70 E et 71 B). Mais le lectotype appartient certainement à *E. (A.) Andium*, avec lequel il concorde par ses dimensions, ses dents et les détails observables de sa morphologie crânienne. Notons d'ailleurs que le gisement de Llano Chico ne m'a fourni que des fossiles du dernier Interglaciaire, avec *E. (A.) Andium* comme seule espèce de Cheval. En ce qui concerne le métatarsien, il est assez surprenant que F. Spillmann le qualifie de relativement court, tout en lui attribuant une longueur de 256 mm et une largeur de 32 mm, dimensions qui indiqueraient un os exceptionnellement allongé, aussi bien relativement qu'en valeur absolue, s'il s'agissait réellement d'un Cheval fossile andin. En fait, le seul os de la collection Spillmann qui réponde à ces mesures est l'une des deux pièces d'*Equus s. s.* dont j'ai déjà parlé ; sa morphologie et ses proportions sont d'un Cheval moderne, ce que confirme son état à peine fossilisé et des marques d'un instrument tranchant observables sur la surface de l'os. Cependant cette pièce (n° 138, coll. Spillmann = EPN, V. 449) porte l'indication, aussi bien sur l'étiquette originale que dans le catalogue Spillmann, de « *Neohippus Andium*, Chaláng » ; de sorte qu'il m'est impossible de savoir si c'est cet échantillon ou un autre de mêmes dimensions que l'auteur a mentionné dans sa note. Quoi qu'il en soit, il y a toute probabilité pour qu'il s'agisse d'un *Equus* moderne, bien différent de l'espèce autochtone à laquelle appartient le lectotype. Il n'est pas besoin de commenter l'absence totale de valeur des calculs auxquels se livre F. Spillmann pour apprécier la longueur et les proportions du métacarpien inconnu de son espèce, car ces calculs sont basés sur un métatarsien qui ne lui appartient pas et sur des relations entre les métapodes antérieurs et postérieurs dont la généralité est au moins discutable.

« *Neohippus postremus* » SPILLMANN [1938, p. 389-391, fig. 1 E] est désigné comme « le Cheval postglaciaire de l'Équateur, de gisements préhistoriques ». Tout le matériel provient d'Alangasí et plus précisément de la quebrada Callihuaico (gis. 20 c). Pour F. Spillmann, il s'agit d'un ancien campement de chasseurs, et tous les os ou dents qu'il y a rencontrés (Mastodonte, *Odocoileus*, Mylodonte et Cheval) seraient des déchets de nourriture, accompagnés par de nombreux fragments d'ustensiles de cuisine. Je répète que pour ma part, dans ce même gisement, et dans toute la région d'Alangasí, j'ai toujours trouvé une faune identique à celle de Punín dans le 3^e Interglaciaire, et des restes d'industrie humaine dans les couches superficielles. Je suis donc persuadé que l'interprétation de F. Spillmann, en ce qui concerne l'âge de ce matériel, est erronée. A l'appui de mon point de vue, je préciserai que les restes de Chevaux classés par F. Spillmann comme « *Neohippus postremus* » aussi bien que ceux que j'ai récoltés moi-même à Alangasí, ne sont pas séparables de *E. (A.) Andium*. Ils présentent d'ailleurs un état de fossilisation reconnu expressément par Spillmann lui-même, et qui n'est pas compatible avec un âge protohistorique. Dans sa publication originale, l'auteur parle du squelette incomplet d'un seul individu, tandis que sa collection comprend des pièces appartenant à plusieurs spécimens du Cheval d'Alangasí. Il est d'autant plus difficile de retrouver le matériel type que F. Spillmann avait l'habitude d'attribuer des numéros distincts aux divers éléments d'un même squelette fossile, et que d'autre part ses dessins (il s'agit seulement en l'occurrence d'une P⁴) sont généralement infidèles. Je crois pouvoir cependant désigner comme lectotype un prémaxillaire muni des incisives, et les deux séries molariformes d'un même exemplaire (n° 510 de la coll. Spillmann = EPN, V. 430, fig. 70 F) où l'on observe une M³ très réduite, comme l'a souligné F. Spillmann dans sa description. On pourra admettre comme lectoparatypes un métacarpien (n° 539 de la coll. Spillmann = EPN, V. 463) et deux métatarsiens (n°s 501 et 520 de la coll. Spillmann = EPN, V. 454 et V. 455), qui semblent appartenir au même individu, le métacarpien répondant d'ailleurs pratiquement aux dimensions données dans la publication originale. Je ne vois rien, dans la description de F. Spillmann, ou dans le matériel original, qui sorte des variations constatées chez *E. (A.) Andium*. Je me demande d'ailleurs quelle signification pourrait avoir un indice moyen entre la longueur et la largeur de 3 dents distinctes (P³, P⁴ et M¹), alors que pour moi l'indice moyen établi sur une seule dent est déjà très discutable, et que de toute façon Spillmann n'a considéré que très peu d'exemplaires, parfois même un seul, de chacune de ses « espèces ». Il est au moins étrange qu'il définisse « *N. postremus* » comme le plus petit « *Neohippus* » de l'Équateur, car le métacarpien, auquel il attribue une longueur de 168 mm, entre parfaitement dans les limites de variations de *E. (A.) Andium* de Punín : W. Branco avait cité 163-173 comme chiffres extrêmes ; les exemplaires de Chalán de la collection de Spillmann lui-même donnent 161-169 ; je trouve personnellement la marge 161-178,5. En ce qui concerne les proportions de cet os, F. Spillmann les caractérise

par un indice qu'il ne définit pas, mais qui est apparemment calculé de la façon suivante : largeur minima $\times 100$: longueur. Là encore, si F. Spillmann s'était donné la peine de considérer plusieurs individus et non un seul, et s'il avait bien séparé métacarpiens et métatarsiens, il aurait vu que la marge de variation de *E. (A.) Andium* inclut le chiffre considéré comme caractéristique de « *N. postremus* ».

Après ce qui vient d'être dit, il est inutile d'ajouter que je n'admets en rien les positions stratigraphiques attribuées par F. Spillmann à ses Chevaux fossiles équatoriens, et que je considère comme purement fantaisistes les filiations qu'il propose en paraissant ignorer complètement l'existence de Chevaux fossiles sud-américains en dehors des frontières actuelles de l'Équateur.

J'ai attiré l'attention [Hoffstetter, 1950 a] sur la structure singulière des incisives inférieures du Cheval de Punín, et je l'ai choisi comme type du genre *Amerhippus*. Mais les relations de celui-ci avec les *Pseudoquagga* africains me le font ramener au rang de sous-genre,

AGE GÉOLOGIQUE, RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE ET VARIATIONS DE L'ESPÈCE. — *Equus (Amerhippus) Andium*, représente de beaucoup le fossile le plus commun de l'Équateur.

Chaque fois que j'ai pu contrôler son niveau, soit par sa position stratigraphique, soit par les associations faunistiques, il s'agissait toujours du 3^e Interglaciaire. Je crois donc qu'on peut le considérer comme un fossile caractéristique des formations de cet âge (Puninien) dans les Andes équatoriennes.

En ce qui concerne son extension géographique, je ne le connais que dans le couloir interandin, et les points extrêmes observés jusqu'à présent sont Punín au S et Otón au N, de sorte que tous ses gisements sont situés entre la ligne équatoriale et le 2^e degré de latitude S. Il était particulièrement abondant dans la région de Punín, où certaines quebradas sont si riches en ossements de cette espèce qu'on se croirait devant un véritable cimetière de Chevaux. Les autres localités qui en ont fourni des restes sont beaucoup moins riches. On peut citer les gisements suivants, du S au N, avec leurs numéros d'ordre : Punín (30 a, b, c, d, e, f, g, i), Guaslán (29), Latacunga (22), Alangasí (20, c, g), La Tola (18), La Magdalena (16), Quito (14), El Batán (13), Llano Chico (10 a, c), Calderón (9 a), quebrada de Otón (6).

Cette abondance explique que les collections actuelles de l'EPN comportent un énorme matériel dont les pièces se chiffrent par milliers. Cet ensemble comprend surtout des éléments isolés, os ou dents, mais aussi, dans des cas favorables, diverses pièces d'un même individu, sans cependant qu'aucun squelette entier ait été découvert. On peut souligner dès à présent l'existence de plusieurs crânes complets, d'autant plus intéressants que la tête osseuse de cet animal n'a jamais encore été figurée entièrement. Bien entendu, ce riche matériel comprend des animaux d'âges les plus divers, depuis de très jeunes poulains jusqu'à des adultes d'âge avancé ; on y observe aussi d'importantes variations individuelles. De sorte qu'on peut dire que *E. (A.) Andium* est l'espèce la plus complètement connue de tous les Chevaux sud-américains.

La considération de ces restes m'avait d'abord fait supposer l'existence de deux espèces de tailles différentes. Et j'avais été fortement ébranlé par la trouvaille, en un même point de la quebrada El Colegio (30 i) près de Punín, d'un lot d'ossements correspondant à 3 individus au moins, tous de taille réduite. Cependant les mêmes couches du même ravin m'ont fourni des restes d'individus qui se placent parmi les plus grands connus. J'avais été également impressionné par l'existence dans le matériel de Punín de certaines séries dentaires (fig. 70) qui atteignent les dimensions de celles attribuées à *E. (A.) Martinei* ; mais aucun reste des os des membres de cette dernière espèce, si reconnaissables, n'a été trouvé dans les gisements de Punín ; les os des Chevaux les plus forts récoltés dans le 3^e Interglaciaire conservent les proportions de ceux de *E. (A.) Andium*. Enfin on verra dans les fig. 66-68 que les crânes rapportés à l'espèce *Andium* sont assez

différents et que la comparaison des types extrêmes pourrait conduire à les attribuer à des espèces distinctes ; mais on observe toute une série d'intermédiaires. En fait, une étude ostéométrique détaillée, portant sur tous les éléments du squelette, m'a montré qu'il est impossible d'établir une coupure entre les nombreuses pièces recueillies, lesquelles forment toujours une série continue avec une plus grande fréquence des types de taille moyenne. Il faut donc considérer l'ensemble comme une seule espèce particulièrement variable : il est d'ailleurs significatif que M. Boule, à propos des Chevaux de Tarija, ait eu la même hésitation et soit arrivé à une conclusion analogue. Mais l'espèce de Punín, sans doute parce qu'elle est connue par un plus grand nombre d'exemplaires, montre des variations vraiment accentuées. Il se peut que certaines correspondent à des différences sexuelles ; par exemple, comme l'avait déjà vu W. Branco, certains métacarpiens sont particulièrement larges, d'autres relativement grêles, et, bien qu'il soit impossible de séparer clairement deux lots, on peut admettre que les premiers correspondent à des mâles, les seconds à des femelles, et que les variations des deux sexes se chevauchent ; on peut faire une observation analogue sur les métacarpiens des Chevaux de Tarija du Musée de La Paz, où se distinguent également des formes trapues et d'autres moins lourdes d'aspect. Mais, si j'admets que le sexe a pu intervenir dans les proportions de certains os, je doute qu'il ait influé fortement sur la taille, car, parmi les plus grands crânes, j'ai observé également des femelles. Dans l'explication possible de cette variation inusitée, il ne faut peut-être pas oublier la durée importante du 3^e Interglaciaire, auquel correspond une sédimentation puissante. Il ne serait pas impossible que, durant ce temps, le petit Cheval andin ait accentué son évolution vers le nanisme et que, par conséquent, les derniers survivants aient été plus petits que les premiers arrivants, ce qui rendrait compte, pour l'ensemble, d'une échelle de variations particulièrement forte. Ce n'est là bien entendu qu'une hypothèse assez fragile, et difficilement contrôlable, car il n'est pas aisé de reconnaître des coupures fines dans des sédiments continentaux de caractère périclinal, et qui peuvent varier considérablement sur une courte distance.

LE CRANE ET LA MANDIBULE. — Les trois pièces les plus complètes, toutes adultes et qui proviennent de la zone de Punín, ont été figurées (fig. 66-68). Outre leur excellent état de conservation, sans aucune déformation, elles ont l'avantage de représenter pratiquement les limites de variation de taille de l'espèce, avec les exemplaires V. 76 et V. 2159, et aussi des formes extrêmes en ce qui concerne les proportions du museau. Notons dès à présent que les différences constatées dans les dimensions absolues ne sont pas dues à l'âge, car il se trouve que l'exemplaire le plus court appartient à un vieil animal et que le plus long est précisément le moins âgé. On trouvera les dimensions essentielles de ces différentes pièces dans le tableau XI. J'y ai ajouté les chiffres correspondant à un Poney de Shetland ¹, mesuré par W. Branco, qui représente un *Equus s. s.* dont la tête a une longueur basale sensiblement égale à la moyenne trouvée chez *E. (A.) Andium* ; enfin, j'ai donné dans le même tableau les mesures de divers Zébrins, répartis dans les 4 sous-genres *Hippotigris*, *Dolichohippus*, *Quagga* et *Pseudoquagga* puisqu'il s'agit là du groupe zoologique le plus proche d'*Amerhippus*. Pour faciliter les comparaisons, chaque mesure est accompagnée, en italique, d'un indice obtenu en donnant à la longueur basale (basion-prosthion) la valeur conventionnelle de 100.

IMPORTANCE ABSOLUE ET RELATIVE DE LA TÊTE OSSEUSE. — Par ses dimensions absolues, le crâne de *E. (A.) Andium* rappelle celui du Poney de Shetland (?) étudié par W. Branco. Mais l'ana-

1. J'accepte, sans pouvoir la reviser, la détermination de ce Poney donnée par W. Branco. En fait deux exemplaires de Poney de Shetland, un mâle et une femelle, conservés au Muséum de Paris, Laboratoire d'Anatomie comparée, n'accusent que 352 et 379 comme longueur basale du crâne et sont très nettement inférieurs, dans tous leurs éléments squelettiques, aux chiffres donnés par l'auteur allemand. Il serait donc inexact de dire que *E. (A.) Andium* possédait une taille comparable à celle du Poney de Shetland.

TABLEAU XI

Comparaison des mesures absolues et relatives du crâne chez les Chevaux,
les Zébrins et *E. (Amerhippus) Andium*.

	<i>Equus s. s.</i>		<i>Hippotigris</i>			<i>Dolichohippus</i>	<i>Quagga s. s.</i>			<i>Pseudoquagga</i>		<i>Amerhippus</i>			
	Cheval domestiqué ♂ Équateur EPN, E. 746	Poney de Shetland ♂ d'ap. Branco	<i>E. Hartmanae</i> ♀ MPA, 1932. 364	<i>E. Hartmanae</i> ♀ MPA, 1936. 325	<i>E. Hartmanae</i> ♂ MPA, 1933. 562	<i>E. Greyi</i> ♂ MPA, 1934. 392	<i>E. Burchelli</i> ♂ MPA, 1894. 570	<i>E. Chapmani</i> ♂ MPA, 1906. 68	<i>E. Chapmani</i> ♀ MPA, 1911. 109	<i>E. Granti</i> ♂ MPA, 1909. 69	<i>E. Granti</i> ♂ 4 ans 1/2, MPP, col. Arambourg 1933	<i>E. Granti</i> ♀ MPP, mat. 484	<i>E. Andium</i> EPN, V. 76	<i>E. Andium</i> ♂ EPN, V. 2161	<i>E. Andium</i> ♂ EPN, V. 2159
Longueur basale, du basion au prosthion. . .	495 100	450 100	481 100	503 100	510 100	530 100	461 100	462 100	472 100	425 100	450 100	463 100	416 100	450 100	476 100
Longueur totale, de l'inion au prosthion. . .	527 106,4		548 113,9	568 112,9	574 112,5	595 112,2	513 111,2	517 111,9	532 112,7	489 115,5	501 111,3	522 112,8	474 113,8	519 115,3	541 113,6
Longueur condylo-basale, des condyles au prosthion.	520 105		506 105	529 105,1	535 101,9	553 104,3	489 106	487 105,4	494 101,6	450 105,8	474 105,3	487 105,2	442 106,2	473 105,1	503 105,6
Longueur du basion à l'incisure vomérienne	122,5 24,7	113 25,1	120,5 25,1	129 25,7	134 26,3	133,5 25,2	104 22,6	120 26	109 23,1	103,5 24,4	115 25,5	121,7 26,4	112 26,9	120 26,7	124 26
Longueur de l'incisure vomérienne à l'é- chancrure postpalatine.	114 23	98 21,8	117 24,3	131 26,2	125 24,5	128,5 24,2	118 25,6	108 23,4	116 24,6	103,5 24,4	113 25,2	100,1 21,7	103 24,7	96,8 21,5	100,5 21,2
Longueur de l'échancrure postpalatine au prosthion.	260 52,4		249 51,7	246 49	258 50,5	270 50,8	241 52,2	248 53,7	249 52,6	224 52,6	224 49,7	247 53,3	207 49,6	249 55,3	259 54,3
Longueur du bord ant. de I ¹ au bord ant. des P ²	122 24,6		128 26,6	132 26,5	141 27,7	146,5 27,7	133 28,8	135 29,2	142 30,1	115,3 26,5	120 26,7	133 28,7	112 28,9	125 27,8	137 28,8
Espace interdentaire I ³ -P ² , sur alvéoles. . .	90,4 18,1	91 20,2	96 20	92 18,3	100,5 19,7	111,5 20,8	93,3 20,2	100,5 21,7	106 22,5	79,2 18,7	77 17,2	86,5 18,7	76 18,3	82,3 18,3	92,7 19,5
Longueur de la série P ³ -M ² , sur alvéoles. .	176 35,6		161 33,4	172,5 34,2	167 32,7	171,5 32,4	156 33,8	150,3 32,5	150 31,7	153,5 36,1	149 32,2	164 35,4	142 34,1	156,5 34,8	163,5 33,4
Longueur de la table d'usure P ² -P ⁴	92 18,6	91 20,2	80 16,6	90 17,9	86 16,1	94 17,8	85 18,4	82,5 17,9	83 17,6	86 20,2	78,5 17,4	89 19,2	77,5 18,6	87 19,3	89,5 18,8
Longueur de la table d'usure M ¹ -M ²	79 16	73 16,2	75,3 15,7	78 15,6	74 14,5	74 14	70 15,2	69,5 15,1	69 14,6	65 15,3	64,5 14,3	67,5 14,6	61 14,7	67,5 15	70 14,7
Largeur sur le bord postérieur des orbites. .	197 39,8	207 46	201,5 41,8	196,5 39	207,5 40,7	205 38,7	195 42,2	181 39,2	201,5 42,6	176 41,4	181 40,2	203,8 44,0	185 44,5	192 42,7	195 41
Largeur sur le bord externe des articula- tions mandibulaires.	191 38,5		186,5 38,7	194 38,6	198 38,8	207 38,9	184,7 40,2	188,3 40,8	184 39	178 41,8	175 38,8	189 40,8	171 41,1	171 38	190 40
Largeur sur les apophyses paroccipitales. .	109,6 22,1	97 21,6		106,3 21,2	114 22,4		103,5 22,4	107 23,2		106,5 25,1	104,5 23,2	108,1 23,4	98 23,6	95 21,2	101 21,2
Largeur maxima de la surf. art. des con- dyles occipitaux	90,2 18,2		81 16,8	79 15,7	85 16,7	79 14,9	76,4 16,6	81,6 17,7	81 17,2	79 18,6	81 18	76,5 16,3	74,1 17,8	72,5 16,1	81,6 17,2
Largeur maxima du museau sur les I ³	71,2 14,4	69 15,3	63,1 13,1	70 13,9	67,8 13,3	62,3 11,7	70 15,2	65 14,1	71,7 15,2	59,3 14	65,6 14,6	72,1 15,6	83,8 20,2	77,9 17,3	81,5 17,1
Largeur du museau au niveau du diastème.	55,6 11,2		59,7 12,4	57,4 11,4	64,5 12,7	58 10,9	55,5 12,1	58 12,6	57,5 12,2	52 12,2	55,5 12,3	58,5 12,4	65,1 15,7	64 14,2	63,8 13,4
Hauteur du basion au bord supérieur de l'occipital.	96,5 19,5	92 20,4		105,5 21	114 22,4	103 19,4	99 21,5	110 23,8	107,5 22,8	110 25,8	98 21,8	106,8 23,1	105 25,2	108 24	106 22,3

logie est surtout marquée avec les divers exemplaires de *Pseudoquagga* étudiés, lesquels présentent, pour la plupart des mesures, des marges de variation très analogues. La tête des vrais Couaggas est également comparable quoique plutôt forte. Au contraire celle du Zèbre de Grévy, celle du Zèbre de Hartman et aussi celle du Cheval équatorien, sont systématiquement plus puissantes.

L'importance de la tête osseuse par rapport au corps est assez difficile à estimer, puisque nous ne connaissons pas de squelette d'un même individu fossile. Cependant la comparaison des dimensions moyennes peut nous donner des indications valables.

Chez *E. (A.) Andium*, les pièces adultes où cette dimension est mesurable donnent 449 comme valeur moyenne de la longueur basale (basion-prosthion) ; dans la même espèce, la longueur du fémur, mesurée depuis la tête articulaire jusqu'au condyle interne, correspond à une moyenne de 307,5. Si nous donnons à cette dernière une valeur conventionnelle de 100, la longueur basale du crâne équivaut à 146. La même opération effectuée sur les exemplaires de comparaison donne des valeurs voisines pour le Poney de Shetland (145) et le Zèbre de Grévy (148,5) ; les Zèbres vrais (140,5, 141,5, 145,3), et plus encore les Couaggas (138, 138,7, 141,5) et Faux Couaggas (137,5), correspondent à des chiffres systématiquement plus faibles. La différence est plus accusée encore avec le Cheval domestique équatorien qui n'atteint que 135,6.

Si la comparaison avait porté, non pas sur la longueur basale mais sur la longueur totale (inion-prosthion), elle aurait abouti à des relations analogues en ce qui concerne les Zébrins, qui ont une tête construite sensiblement comme celle d'*Amerhippus*. Mais la différence serait plus marquée entre ce dernier et les *Equus s. s.* où l'occiput est moins développé vers l'arrière.

Enfin, au lieu de prendre le fémur comme référence, on aurait pu utiliser le canon antérieur, comme l'a fait W. Branco ; on serait alors arrivé à la conclusion que *E. (A.) Andium* a une tête beaucoup plus forte que n'importe quel Équidé actuel. En effet, le métacarpien principal étant égal à 100, la longueur basale du crâne, d'après les moyennes, atteint 264 chez le fossile andin, dépassant ainsi largement les Zébrins vrais (226-239), le Poney (231), le Zèbre de Grévy (225), les Couaggas (215-217), le Faux Couagga (216) et le Cheval moderne équatorien (208).

En résumé, *E. (A.) Andium* avait une tête relativement puissante par rapport à son corps, et exceptionnellement forte par rapport à sa stature. Mais cette dernière relation traduit en fait, comme nous le préciserons, un raccourcissement des extrémités plutôt qu'un alourdissement de la tête.

PROPORTIONS GÉNÉRALES DU CRANE. — La connaissance de crânes complets du Cheval fossile des Andes équatoriennes permet d'évaluer ses proportions générales, ce que n'avait pu faire W. Branco dans sa monographie. Nous considérerons toujours comme référence la longueur basale du crâne, supposée égale à 100.

La longueur totale du crâne, mesurée de l'inion au prosthion, atteint 113,6 à 115,3 de valeur relative. Elle est donc comparable à celle observée chez les Zébrins, où les 10 pièces étudiées donnent l'échelle 111,2-115,5. Ces chiffres marquent un excès important de la longueur totale sur la longueur basale. Ils traduisent un caractère morphologique commun aux Zébrins et à *Amerhippus*, et qui consiste en une forte projection vers l'arrière des crêtes occipitales. Chez les vrais Chevaux au contraire, l'inion est peu saillant et l'on ne trouve en effet que 106,4 dans l'exemplaire de comparaison, ce qui indique un dépassement moitié moindre sur la longueur basale.

Le même caractère retentit sur la hauteur postérieure du crâne. La valeur relative de celle-ci atteint 22,3 à 25,2 chez le fossile. Cette échelle est encore comparable à celle des Pseudo-Couaggas, 21,8-25,8, et des Couaggas, 21,5-23,8. Les Zèbres vrais viennent ensuite avec 21-22,4. Le Zèbre de Grévy a une hauteur occipitale curieusement faible, 19,4, par suite de l'abaissement de la crête nuchale vers l'arrière. Des chiffres également faibles, trouvés chez les Chevaux, concordent avec le moindre développement de la même crête.

La largeur relative du crâne, mesurée sur le bord postérieur des orbites, correspond à l'échelle 41-44,5. On remarquera d'abord que ce rapport varie en sens inverse de la longueur absolue. C'est là une constatation que W. Branco avait déjà faite en comparant les diverses races de *E. caballus*, dans lesquelles on observe un allongement progressif en même temps qu'une augmentation de taille en passant du Poney au Cheval arabe et au Cheval de Pinzgau. Une évolution similaire a d'ailleurs lieu au cours du développement individuel, où la largeur relative diminue pendant la croissance, du fœtus à l'adulte. La marge observée chez *E. (A.) Andium* est comparable à celle des Pseudo-Couaggas et aussi des Couaggas, mais elle dépasse ceux-ci vers les valeurs élevées.

Elle est pratiquement identique à celle que trouve W. Branco chez le Cheval arabe : 40,9 à 44,9. On ne peut donc dire, comme l'exprimait l'auteur allemand, que *E. (A.) Andium* avait un crâne particulièrement étroit. Dans l'ensemble des *Equus s. l.*, il est évidemment plus dolichocéphale que les petits Chevaux comme les Poneys (46-46,5) et surtout que les Anes (46,7-50,8). Mais il n'atteint pas l'allongement du crâne de *E. (A.) curvidens* (35,9-39 d'après A. Cabrera), du Zèbre de Grévy (moy. 38,7) ni même des Chevaux de type lourd (38,9-40,5). Il est plutôt comparable aux Chevaux de type léger, du moins sur la base de l'indice considéré. Il en irait autrement si l'on comparait la largeur du crâne à la longueur totale inion-prosthion : le crâne de *E. (A.) Andium* se révélerait alors relativement étroit par rapport à celui des Chevaux, mais la différence constatée traduirait surtout la forte projection occipitale déjà mentionnée.

La largeur du museau est très variable, mais toujours considérable. Sa valeur maxima, mesurée au niveau des coins, varie de 83,8 mm à 74,6 mm sur 10 exemplaires : elle s'abaisse même à 69 mm chez une femelle très âgée. Ces largeurs, dont la moyenne est 77,2, représentent, dans les trois crânes figurés, 17,1 à 20,1 % de la longueur basale ; la relation atteint 15,5 % chez le vieil échantillon à museau étréci. Ces chiffres sont élevés quand on les compare aux Zébrins observés, où la valeur relative de la largeur du museau ne représente que 11,7 chez le Zèbre de Grévy, 13,1 à 13,9 chez les Zèbres vrais, 14,1 à 15,2 chez les Couaggas et 14 à 15,6 chez les Faux Couaggas ; ils dépassent également ceux des Chevaux qui sont à cet égard comparables aux Couaggas.

La largeur minima du rostre, mesurée au-dessus du diastème, varie de 55,1 à 65,1 mm sur 11 exemplaires observés, avec une moyenne de 62,3. Sur les trois crânes figurés, ces largeurs représentent 13,4 à 15,7 % de la longueur basale, contre 11,2 chez le Cheval domestique, 10,9 chez le Zèbre de Grévy, 11,4-12,7 chez les Zèbres vrais, 12,1-12,6 chez les Couaggas et 12,2-12,4 chez les Faux Couaggas.

En résumé, si l'on veut caractériser *E. (A.) Andium* en ce qui concerne les proportions générales de son crâne, on peut dire qu'il se singularise par une hauteur relativement grande et par une forte projection postérieure de l'occiput, ce qui lui donne un aspect assez étroit ; mais en fait la largeur du crâne comparée à la longueur basale est très comparable à celle du Cheval arabe. Le museau est extraordinairement large, plus que chez aucun Équidé actuel, mais c'est là un simple caractère spécifique, car nous verrons que d'autres espèces d'*Amerhippus* ont un museau de largeur moyenne.

FACE LATÉRALE DU CRÂNE (fig. 66). — Vu de profil, le crâne de *E. (A.) Andium*, comme celui des divers *Amerhippus* connus, est assez comparable à celui des Couaggas et Pseudo-Couaggas. Comparé à celui du Cheval, il semble avoir subi une flexion entre la partie crânienne et la partie faciale. Ce n'est pas là une simple vue de l'esprit, car cette courbure s'observe, plus accusée encore, chez le fœtus du Cheval ; de sorte qu'on pourrait dire que le fossile andin a conservé, dans une certaine mesure, ce caractère fœtal jusqu'à l'état adulte.

Il en résulte que le profil fronto-pariétal est amplement arqué et que, lorsqu'on fait coïncider le palais ou la table dentaire avec un plan horizontal, le point le plus élevé du crâne se trouve dans la région frontale, très peu en arrière des orbites, et non en arrière du bregma comme chez le Cheval. On observe d'ailleurs que la surface frontale est bombée, à la fois dans les sens transversal et longitudinal ; de plus les nasaux sont relevés. Corrélativement, frontaux et nasaux s'étendent notablement sur la face latérale.

Le profil inférieur est également affecté par cette supposée torsion. Le basisphénoïde et le basioccipital sont nettement inclinés vers l'arrière, leur ligne inférieure faisant un angle marqué avec le plan du palais. Il en résulte aussi que la protubérance occipitale est projetée vers l'arrière, et ce caractère est encore accusé par son puissant développement latéral. Corrélativement les condyles occipitaux sont déplacés vers le bas et vers l'avant ; l'apophyse paroccipitale est presque verticale, voire même dirigée légèrement vers l'avant, jamais vers l'arrière comme celle du Cheval moderne.

Le vomer lui-même, que j'ai pu observer sur plusieurs échantillons malgré sa fragilité, semble avoir subi une flexion comparable. Sa plaque postérieure forme un angle avec le basisphénoïde, d'où il résulte une cavité profonde, bordée par l'incisure vomérienne. La double lame sagittale antérieure (*alae vomeris*) est largement arquée ; elle s'enracine sur la plaque postérieure à un niveau plus élevé que chez le Cheval (c'est-à-dire plus profondément dans la fosse mésoptérygoïde), passe très au-dessus des palatins, et va rejoindre les maxillaires très en avant, au niveau de la moitié antérieure de P⁴. Il en résulte que la crête nasale, qui supporte le vomer au-dessus du palais osseux, n'intéresse que la partie antérieure des maxillaires, au lieu de se prolonger en

arrière jusqu'aux palatins, comme chez les divers Équidés modernes. C'est donc là une disposition très singulière, que je considère comme une des caractéristiques du sous-genre *Amerhippus* (fig. 65).

Le bord supérieur de l'apophyse zygomatique forme une sinuosité très accusée, beaucoup plus que chez le Cheval ou l'Ane. Elle semble constante chez les divers *Amerhippus* observés, y compris *E. (A.) occidentalis* [Merriam, 1913, fig. 2]. Mais on retrouve une disposition semblable chez les Zébrins.

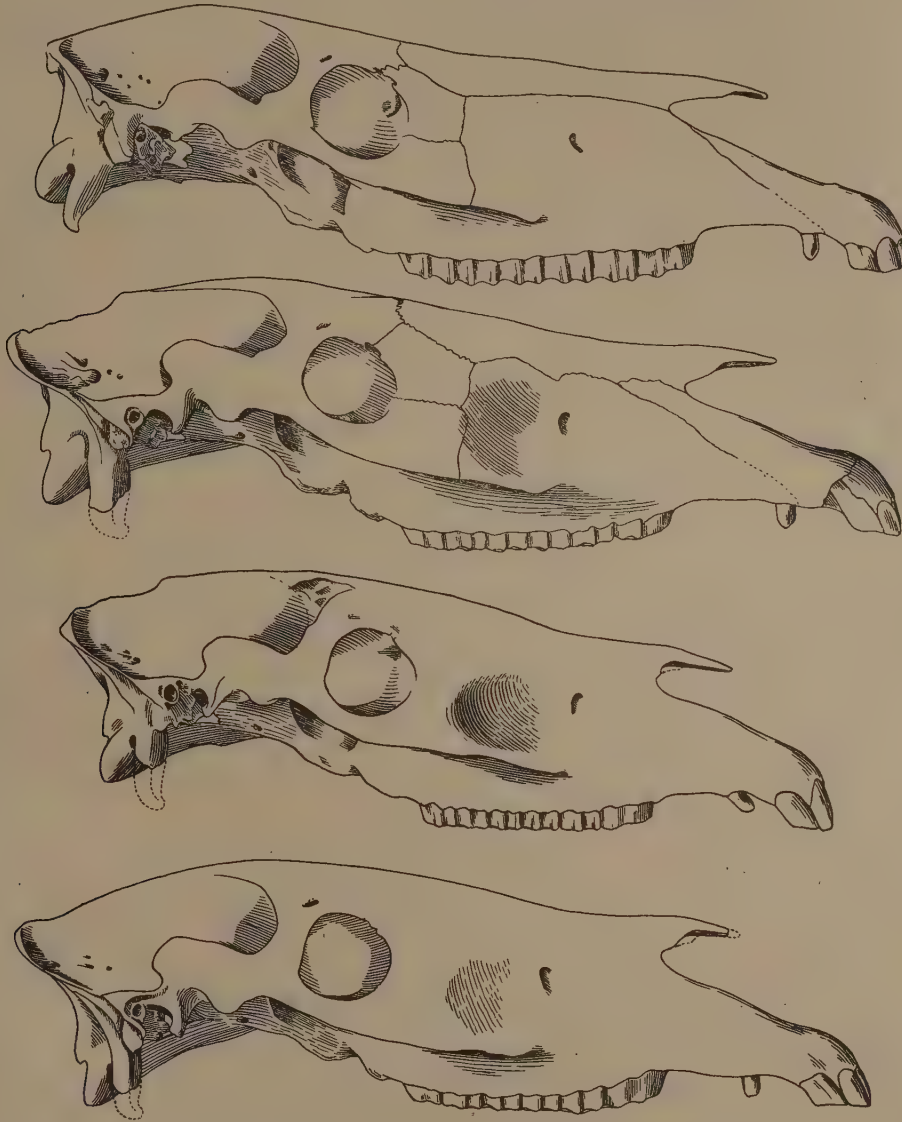


FIG. 66. — Comparaison des crânes, faces latérales, de *Eq. (Equus) caballus* domestique, E. 746, Équateur (en haut) et *Eq. (Amerhippus) Andium*, V. 2159, V. 76 et V. 2161, Puninien de Chalán, Punin (Chimborazo) (en bas). $\times 1/4$.

L'orbite est placée plus bas que chez le Cheval et l'Ane ; ou plus exactement le frontal est davantage bombé au-dessus de son bord supérieur, accentuant la morphologie connue chez les Couaggas vrais et faux et le Zèbre de Grévy. Le bord antérieur de l'orbite coïncide généralement avec la verticale qui tombe derrière M^3 , comme chez *E. (A.) occidentalis* [Merriam, 1913, fig. 2]. Cette position est pratiquement constante. W. Branco l'a considérée comme exceptionnellement antérieure, en signalant que la limite antérieure de l'orbite se rencontre toujours plus en arrière chez les Chevaux modernes et chez les fossiles de l'Ancien Monde, sauf chez le

Poney écossais où la position de l'orbite est semblable à celle de *E. (A.) Andium*. Or il se trouve qu'au contraire le Cheval de comparaison dont je dispose présente une orbite placée légèrement plus en avant. Il ne faut donc pas exagérer l'importance de ce caractère qui se révèle si variable chez les *Equus* actuels. On remarquera d'ailleurs combien sont délicates de telles appréciations, qui nécessitent le tracé imaginaire de perpendiculaires à des plans mal définis. Il m'est également impossible de considérer comme constante la forme de l'orbite, très ovale transversalement selon W. Branco : je trouve d'importantes variations dans le matériel examiné. Le processus postorbitaire du frontal et le jugal, qui limitent l'orbite en arrière et en bas, sont remarquablement puissants.

Le lacrymal, comparé à celui du Cheval, est relativement bas et allongé dans sa partie faciale. La *crista facialis*, qui s'étend sur le jugal et le maxillaire et sert d'appui au masséter, est particulièrement vigoureuse ; elle occupe une position basse et ne remonte pas aussi nettement vers l'arrière que chez le Cheval, ceci étant sans doute corrélatif de l'abaissement de l'orbite.

La région naso-maxillaire est relativement élevée, comme chez les autres *Amerhippus*. Cela tient surtout à un développement latéral des os nasaux. Ceux-ci sont relevés dans leur partie terminale. L'échancrure qui les sépare des prémaxillaires est relativement peu profonde, ce qui donne à la pointe libre un aspect court et robuste. L'examen de la figure 66 montre dans cette région une différence évidente entre le Cheval de comparaison (E. 746) et le fossile andin (V. 2159) ; chez le premier, le prémaxillaire n'atteint pas le nasal, tandis que chez le second, il s'insinue profondément entre le maxillaire et le nasal ; en fait, comme j'ai pu le vérifier sur divers *Équidés* actuels, y compris des Chevaux, ceux-ci présentent généralement la même disposition que *E. (A.) Andium* ; de sorte que le Cheval moderne de la fig. 66 doit être considéré comme une anomalie individuelle.

Le foramen infraorbitaire se situe au même endroit que chez le Cheval, mais il regarde davantage vers le bas. En arrière de ce foramen et au-dessus de la crête faciale ; le maxillaire forme une dépression constante ; mais plus ou moins accusée : elle est particulièrement marquée chez le petit exemplaire V. 76, comme chez celui qu'a figuré W. Branco ; elle est au contraire presque effacée dans l'échantillon V. 2161. Cette dépression n'est pas l'équivalent de la fosse prélacrymale qui se trouve parfois au-dessus du foramen infraorbitaire, fosse que l'on connaît chez la plupart des *Équidés* tertiaires nord-américains et qui s'accroît au maximum chez *Onohippidium* du Pléistocène sud-américain. Dans le cas présent, il s'agit d'une dépression située beaucoup plus bas ; elle paraît correspondre à l'insertion du muscle élévateur de la lèvre supérieure ; on la connaît aussi, accompagnant la précédente, chez divers fossiles tertiaires de l'Amérique du Nord. La région où elle se situe est au contraire plutôt bombée chez *Hippotigris* ; elle montre parfois une tendance vers une très légère concavité chez *Dolichhippus*, *Quagga* et *Pseudoquagga*.

La région prémaxillaire est élevée au-dessus du diastème et des canines, mais elle s'abaisse rapidement vers les incisives et ne forme jamais une protubérance supérieure à l'endroit où se réunissent les deux os prémaxillaires. Il en résulte que la chute du bord antérieur est moins raide que chez le Cheval, et que les incisives sont implantées plus obliquement. Il s'agit là seulement d'un caractère spécifique, car nous verrons d'autres *Amerhippus* qui montrent un bord antérieur abrupt.

FACE INFÉRIEURE DU CRANE (fig. 67, 68, 68 bis). — Comme il a été dit plus haut, *E. (A.) Andium* se caractérise par un museau exceptionnellement large, nettement plus que chez tous les *Équidés* actuels.

La longueur du rostre, mesurée en avant des P² jusqu'au bord antérieur des incisives, varie de 110 à 137 sur 7 exemplaires mesurés ; elle représente 26,9 à 28,8 % de la longueur basale dans les trois crânes complets. La distance interdentaire entre I³ et P² mesure 76 à 93 sur 12 exemplaires, avec une moyenne de 85,6 ; on notera que le chiffre le plus fort est observé à la fois chez un vieux mâle et chez une vieille femelle ; ce diastème représente 17,7 à 20,7 % de la longueur basale dans une série de 6 pièces où les deux dimensions sont mesurables ; il est donc comparable en importance à celui des Chevaux, des Zébrés vrais et des Faux Couaggas ; les Couaggas donnent des chiffres un peu plus forts. Le palais est relativement plat dans cette région antérieure, et, comparé à celui du Cheval, il se redresse moins brusquement à la base des incisives, en corrélation avec l'insertion oblique de ces dents déjà signalée. Le *foramen incisivum* est placé un peu en avant de la ligne qui unit les bords postérieurs des coins ; il est prolongé vers l'arrière par un court sillon médian. Je ne vois pas trace des deux petits foramens latéraux, qui semblent constants chez le Cheval à ce niveau, mais que l'on ne retrouve pas chez les autres *Equus s. l.* actuels. Les processus palatins du prémaxillaire sont exceptionnellement robustes ; sur la ligne médiane ventrale, ils forment une crête obtuse par leur épaississement commun ; leur face nasale dessine une double crête vigoureuse ; ils se soudent précocement avec les maxillaires dans leur partie postérieure ; il en résulte que les scissures palatines sont remarquablement courtes. Ces caractères s'op-

posent à ceux du Cheval et de l'Ane, où les processus palatins sont minces et faibles ; les Zébrins, au contraire, se rapprochent davantage de *Amerhippus*.

Les séries molariformes, mesurées sur les alvéoles, varient de 140,5 à 165 sur 20 exemplaires avec une moyenne de 153,8. Cette dimension représente 33,4 à 34,8 % de la longueur basale chez les trois crânes complets ; elle est donc comparable à celle des Zébrins ; elle est cependant inférieure à celle des Pseudo-Couaggas adultes (35,4-36,1) et aussi à celle du Cheval de comparaison, où la valeur relative atteint 35,6 ; bien entendu, dans le dernier cas l'écart serait plus net si l'on faisait la comparaison avec la longueur totale du crâne.

Postérieurement, la partie du maxillaire qui porte le *tuber maxillare* est moins gonflée en arrière que chez le Cheval ou les Couaggas ; elle masque moins l'entrée des forams sphéno-palatins et maxillaire, et rappelle plutôt la morphologie du Zèbre de Grévy.

Entre les séries molariformes, le palais est fortement concave. Les orifices palatins majeurs débouchent toujours en face de la partie antérieure de M^2 , comme il est de règle chez *Amerhippus* et comme on l'observe parfois chez les Zébrins. Au contraire, chez *E. caballus*, les conduits palatins s'ouvrent plus en arrière, entre M^2 et le bord latéral des choanes.

L'échancrure post-palatine est relativement étroite et longue. Elle atteint en avant le milieu de M^2 . Son bord antérieur présente un mucron qui fait saillie vers l'arrière et vers le bas ; il est formé par les deux palatins sur leur ligne de suture. Ce caractère se retrouve plus ou moins accusé chez les Zébrins et les Anes.

Un seul exemplaire de la collection présente un ptérygoïde intact. Il est assez semblable à celui du Cheval, mais sa lame postérieure qui longe le vomer est nettement plus large.

Il a déjà été question du vomer ; sa double lame sagittale antérieure montre un bord ventral arrondi et non tranchant comme chez le Cheval ; elle ne se prolonge pas en arrière sur la lame postérieure. Celle-ci est étroite, en corrélation avec la faible ouverture des choanes. L'incisure vomérienne est étroite et profonde, et ressemble plutôt à celle des Zébrins. Cette échancrure occupe une position variable, mais comparable à celle observée par W. Branco chez divers Chevaux du Vieux Monde. En effet, le rapport entre la distance qui sépare l'incisure vomérienne du bord le plus antérieur des choanes, et celle qui va du basion à l'incisure vomérienne, varie de 0,75 à 0,93 contre 0,76 à 0,98 observés chez *E. caballus* de diverses races. Ce rapport est en général plus fort chez les Zébrins où je trouve 0,83 à 1,13 et chez l'Ane où il serait toujours supérieur à 1 selon W. Branco.

Le sphénoïde s'étend notablement sur les côtés et vient presque au contact de l'articulation mandibulaire. La crête qui limite en bas son aile orbitaire se prolonge pratiquement jusqu'à cette même articulation.

Comme chez les Zébrins, les fosses sous-orbitaires sont relativement réduites, par suite de l'élargissement rapide de l'apophyse zygomatique vers l'avant.

La largeur maxima de la tête osseuse de *E. (A.) Andium* correspond toujours au bord postérieur des orbites. C'est également le cas chez le Cheval et les Zèbres vrais. Par contre, il arrive fréquemment chez les Couaggas et Faux Couaggas que le crâne s'élargisse davantage au niveau des articulations mandibulaires.

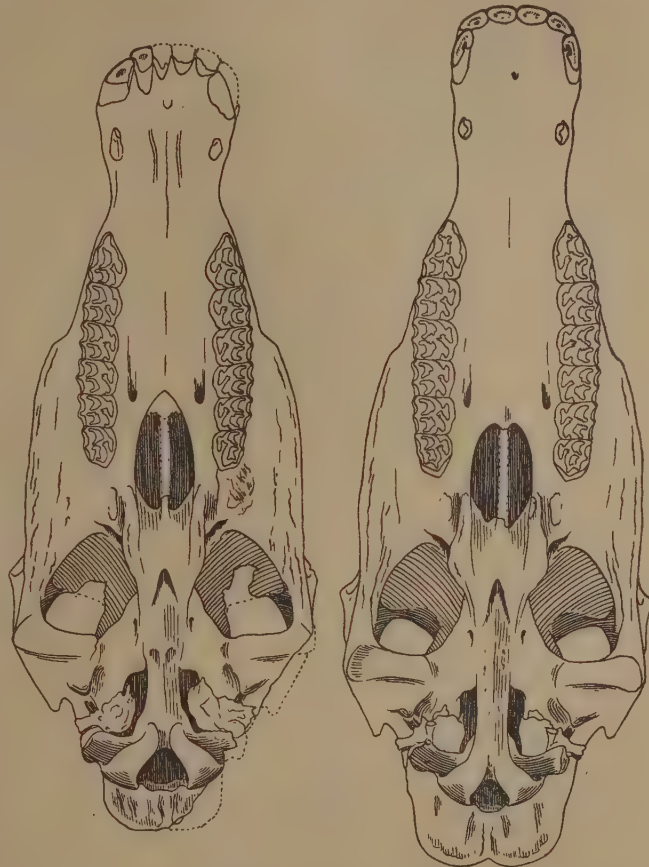


FIG. 67. — *Equus (Amerhippus) Andium* WAGNER-BRANCO. Deux crânes (V. 76 et V. 2161), faces ventrales perpendiculaires au palais, $\times 1/4$. Puninien, Chalan, Punin (Chimborazo).

Le fossile andin présente des surfaces articulaires pour la mandibule plus puissantes que chez le Cheval moderne. Le processus postglenoïde est extrêmement vigoureux et très saillant. Il est accompagné, sur son

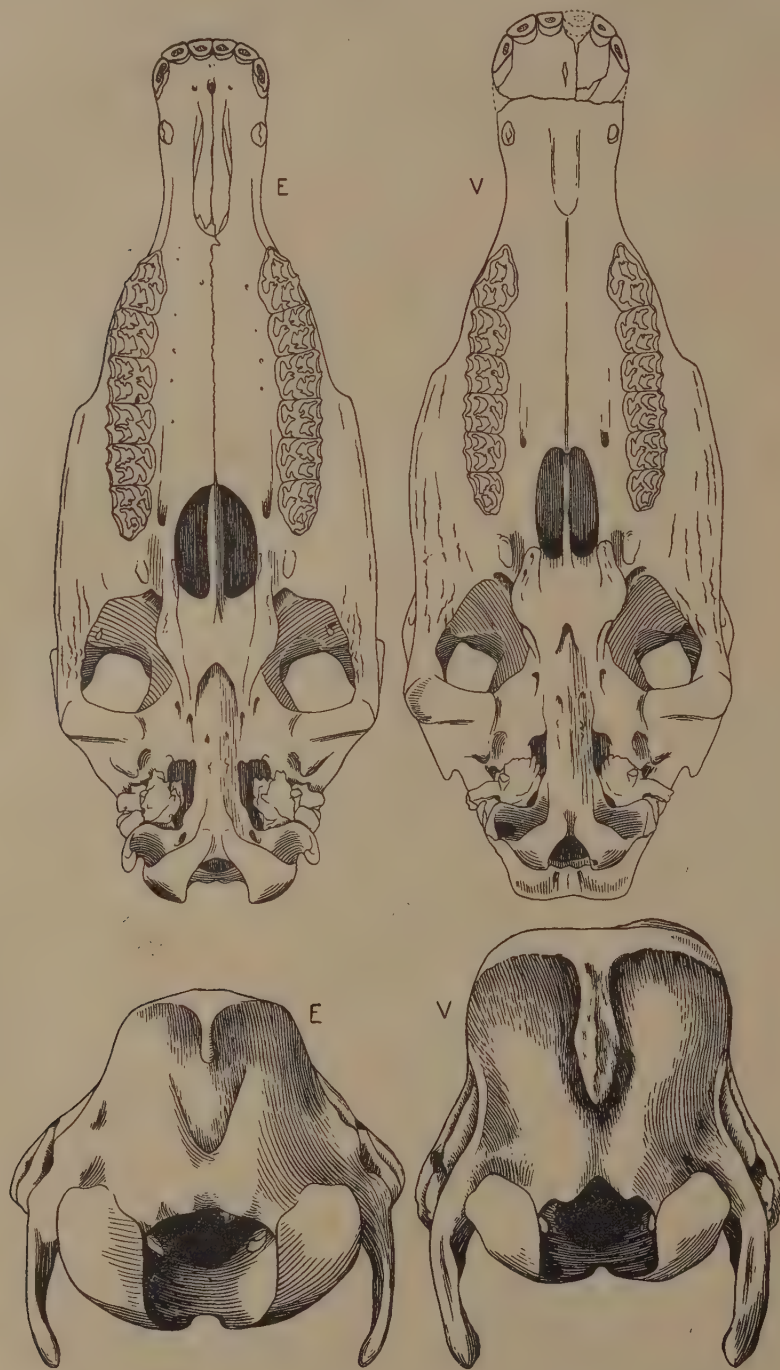


FIG. 68. — Comparaison des crânes de *Equus (Equus) caballus* domestique, Équateur, E. 746 (à gauche), et *Eq. (Amerhippus) Andium*, V. 2151 et 2159, Puninien de Chalán, Punin (Chimborazo) (à droite).

Face ventrale (E. 746 et V. 2159), $\times 1/4$; face postérieure perpendiculaire à l'écaille de l'occipital (E. 746 et V. 2151). $\times 1/2$.

bord interne, par une dépression profonde où se loge la pointe interne du condyle mandibulaire ; cette fossette est également marquée chez les Chevaux de type lourd (boulonnais, normand, etc...) mais s'efface dans les formes plus légères.

Chez le Cheval moderne, le trou déchiré est large, et son bord antérieur est normalement divisé par deux pointes qui séparent 3 incisures. Au contraire, dans tous les exemplaires de *E. (A.) Andium* examinés, je n'observe qu'une pointe qui limite l'*incisura carotica* tandis que les deux échancrures externes (*inc. ovalis* et *inc. spinosa*) sont confondues ; une disposition similaire se retrouve chez les Zébrins et les Anes.

La bulle tympanique est bombée et masque presque complètement l'os pétreux ; la crête qu'elle porte le long du bord interne du processus hyoïde est peu développée. Le tube acoustique est très long et se dirige

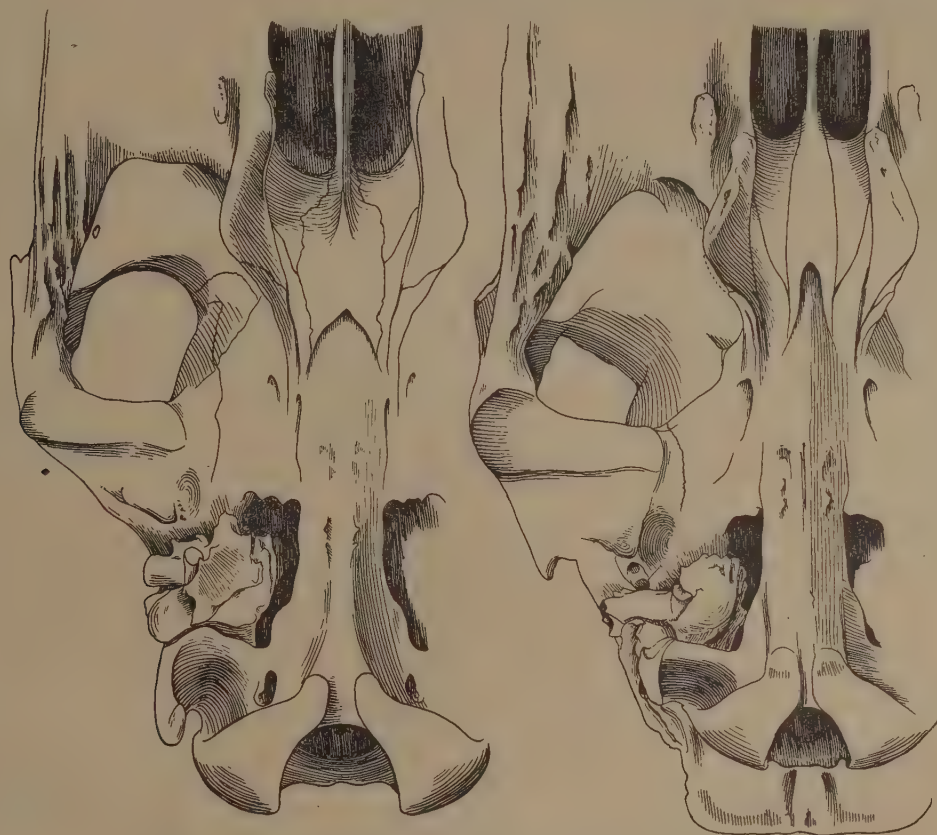


FIG. 68 bis. — Comparaison de *Equus s. s.* et de *Amerhippus*. Base du crâne. $\times 1/2$.

A gauche : E. 746, *Eq. (Equus) caballus* domestique, Équateur. — A droite : V. 2159, *Eq. (Amerhippus) Andium*, Puninien de Punin (Chimborazo).

franchement vers l'arrière et vers le haut en s'encastant étroitement dans la gorge formée par le squamosal. Il dégage ainsi largement l'espace qui le sépare de l'apophyse postglenoïde, espace au fond duquel apparaît un double foramen ; le gros orifice postérieur mène au conduit temporal ; l'antérieur plus petit, qui pénètre dans l'os temporal, est toujours unique comme chez les Zébrins, alors que chez le Cheval il est généralement remplacé par de nombreux orifices minuscules.

Les foramens hypoglosses, qui sont visibles en vue ventrale chez le Cheval, débouchent chez *E. (A.) Andium* et chez les Zébrins au fond de la dépression condylienne ventrale, particulièrement profonde, et sont masqués par le bord antérieur des condyles. Ce caractère est certainement corrélatif du déplacement des condyles vers le bas et vers l'avant.

Le crâne du fossile andin est étréci dans la région occipitale. On peut s'en rendre compte en comparant le rapport entre la largeur mesurée sur les apophyses paroccipitales et la largeur postorbitaire. Le rapport varie

de 0,495 à 0,53 contre 0,53 à 0,605 chez les Zébrins, où pourtant la largeur postorbitaire est comparable. Ce même rapport s'abaisse à 0,47 chez le Poney et à 0,43-0,48 chez l'Ane par suite du fort élargissement postorbitaire.

Les condyles occipitaux sont petits. La largeur maxima de leur surface articulaire varie de 69 à 81,6 mm sur 13 exemplaires, avec une moyenne de 74,6. Le rapport de cette dimension avec la largeur postorbitaire varie de 0,38 à 0,42 avec une moyenne de 0,40 ; ce chiffre est comparable à celui des Zébrins, mais reste très au-dessous de la valeur 0,46 trouvée chez le Cheval domestique de comparaison.

Remarquons enfin que, chez *Amerhippus* plus encore que chez les Zébrins, la crête occipitale est visible ventralement au delà des condyles ; tandis qu'elle est masquée chez le Cheval quand on regarde perpendiculairement au palais.

FACE POSTÉRIEURE (fig. 68). — La face postérieure est remarquablement étroite et haute.

La largeur, mesurée sur les apophyses paroccipitales, varie de 95 à 101 sur 8 exemplaires, avec une moyenne de 98,3. La hauteur, entre la gorge intercondylienne et le sommet de la ligne nuchale, oscille de 96 à 110 sur 10 échantillons, avec une moyenne de 105,4. La seconde dimension est toujours supérieure à la première et le rapport, calculé sur 5 pièces, varie de 1,05 à 1,13 avec une moyenne de 1,08. Ce même rapport atteint 0,96 à 1,03 chez les Couaggas et Faux Couaggas adultes ; il est très voisin de 1 chez le Zèbre vrai ; il s'abaisse nettement au-dessous chez le Cheval, de telle sorte que l'exemplaire équatorien de comparaison n'accuse que 0,88.

Cette région est très différente chez le fossile et chez le Cheval moderne. La crête nuchale de *E. (A.) Andium* est très puissante et fortement développée latéralement ; elle se prolonge par des crêtes temporales bien marquées et presque parallèles. Il en résulte que le mastoïde est largement exposé en vue postérieure et laisse voir une gorge profonde qui mène au conduit temporal ; cette gouttière est également présente chez le Cheval, mais beaucoup moins accentuée. La tubérosité cervicale est très forte ; elle occupe une grande partie de la puissante fosse musculaire qui l'entoure. Ces divers caractères conduisent à admettre que *E. (A.) Andium* possédait une nuque particulièrement musculeuse.

Parmi les Équidés actuels, c'est chez les Zébrins et surtout chez le Zèbre vrai que l'on trouve la morphologie la plus comparable à celle d'*Amerhippus*, en ce qui concerne cette face postérieure.

LA MANDIBULE (fig. 69). — La mandibule a la même forme générale que chez les *Equus s. l.*, mais elle est particulièrement robuste. C'est là un caractère général dans le sous-genre *Amerhippus*, qui, à cet égard, présente quelque analogie avec *Hippidion*. Parmi les formes actuelles, les Couaggas et Faux Couaggas paraissent les plus voisins des fossiles sud-américains.

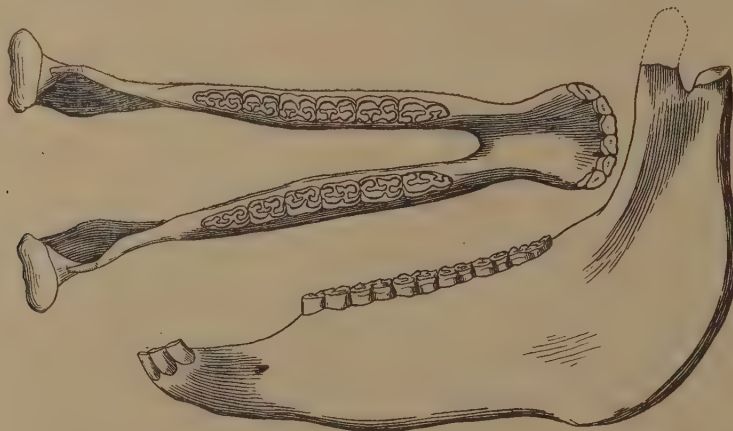


FIG. 69. — *Equus (Amerhippus) Andium* WAGNER-BRANCO. EPN, V. 2138.
Mandibule, faces supérieure et latérale. $\times 1/4$. Puninien, Chalán, Punin (Chimborazo).

La longueur totale, mesurée depuis le bord postérieur du condyle jusqu'au bord antérieur des incisives, atteint 386 mm chez l'exemplaire figuré (V. 2318) qui est une femelle de taille moyenne. Elle s'élève à 432 chez le plus grand échantillon récolté (V. 286), une femelle âgée dont le crâne devait atteindre pratiquement les dimensions du plus fort exemplaire figuré (V. 2159). Les mêmes échantillons mesurent respectivement 379 et 423 depuis le bord postérieur du condyle jusqu'au bord alvéolaire antérieur.

Les principales dimensions des mandibules adultes récoltées, pour la plupart incomplètes, sont les suivantes :

Distance du bord post. du condyle jusqu'au bord ant. de l'alvéole de P ₂	(4 ex.) : 285	à 308	moy. 292
Distance du bord post. du condyle jusqu'au bord post. de l'alvéole de M ₃	(7 ex.) : 131	à 156	moy. 140,5
Distance du bord post. du condyle jusqu'à l' <i>incisura vasorum</i>	(5 ex.) : 217	à 244	moy. 229,5
Distance du bord ant. de P ₂ jusqu'au bord post. de la branche montante	(6 ex.) : 261	à 297	moy. 271,7
Distance interdentaire entre I ₃ et P ₂	(6 ex.) : 67	à 94,5	moy. 78,7
Long. de la série molariforme sur alvéoles	(17 ex.) : 136	à 172	moy. 150,4
Long. de la table d'usure P ₂ -M ₃	(21 ex.) : 132	à 167	moy. 147,5
Long. de la table d'usure P ₂ -P ₄	(35 ex.) : 70	à 86,5	moy. 77,3
Long. de la table d'usure M ₁ -M ₃	(32 ex.) : 61,5	à 82	moy. 69,8
Larg. max. de la région symphysaire au niveau des coins inférieurs	(10 ex.) : 55	à 70	moy. 64,2
Larg. min. de la région symphysaire au niveau du diastème	(14 ex.) : 39,5	à 48,5	moy. 43
Haut. de la mandibule mesurée perpendiculairement au bord inférieur :			
au milieu du diastème	(10 ex.) : 43	à 48	moy. 45,3
devant P ₂	(14 ex.) : 48,5	à 69	moy. 57,4
entre P ₄ et M ₁ (moyenne entre les faces interne et externe)	(28 ex.) : 72,5	à 96	moy. 82
derrière M ₃	(16 ex.) : 98,4	à 121	moy. 111,5
Haut. oblique de la mandibule, derrière M ₃ , perpendiculairement au bord alvéolaire	(14 ex.) : 108,5	à 129	moy. 120,4

Les proportions massives du corps mandibulaire apparaissent clairement, sans faire de rapports, si l'on compare en valeur absolue ces derniers chiffres à ceux que l'on rencontre chez le Cheval moderne. L'exemplaire de comparaison, dont la mandibule atteint 430 de longueur depuis le bord postérieur du condyle jusqu'au bord alvéolaire antérieur, et dépasse par conséquent les dimensions longitudinales de toutes les pièces connues de *E. (A.) Andium*, répond aux chiffres suivants : 39,5 53 73 111 et 116 pour les 5 hauteurs définies ci-dessus. Tous se placent parmi les plus petits observés chez le fossile et même la hauteur au diastème est inférieure à tous les chiffres trouvés chez *E. (A.) Andium*. Par contre l'aspect observé chez les Couaggas et Faux Couaggas actuels est plus comparable à celui du fossile andin ; mais il est difficile d'établir des rapports précis, étant donné que presque toutes les pièces fossiles sont incomplètes.

De toute façon, *E. (A.) Andium* se singularise par une région symphysaire extrêmement lourde, qui diffère de celle de tous les Équidés actuels. On peut comparer à ce sujet les marges de variation avec celles des Faux Couaggas actuels, dont les crânes sont très comparables par leur taille avec ceux de l'espèce puninienne. Chez celle-ci la largeur symphysaire maxima, mesurée sur les bords externes des alvéoles de I₃, varie de 55 à 70 contre 50,3 à 63 chez les *Pseudoquagga* ; la largeur minima au niveau du diastème oscille de 39,5 à 48,5 contre 32,5 à 35,3. Le contraste est plus marqué encore avec les *Quagga*, qui, bien que leur crâne soit dans l'ensemble plus long, n'accusent qu'une variation de 56 à 59 pour la largeur maxima et 28,8 à 33,1 pour l'étrécissement au niveau du diastème. Cet élargissement extraordinaire de l'extrémité mandibulaire

chez *E. (A.) Andium* concorde avec les caractéristiques de la région prémaxillaire annotées précédemment.

Au contraire, la branche montante de la mandibule est relativement moins large que chez les vrais et faux Couaggas, et son bord postérieur est souvent légèrement concave. Mais le bord angulaire est fortement épaissi, surtout du côté interne : il peut dépasser 30 mm d'extension transversale ; c'est là l'indice d'une puissante musculature jugulo-mandibulaire.

LA DENTITION. — 1) LA DENTITION DÉFINITIVE SUPÉRIEURE. Les incisives supérieures forment une arcade toujours large, mais très variable comme nous l'avons déjà noté. Leur morphologie est comparable à celle observée chez les Équidés actuels. Il existe en particulier un cornet externe dans toutes les dents, mais il peut être éventuellement ouvert en arrière dans les coins. L'émail périphérique est épais sur la face antérieure, beaucoup plus mince sur la postérieure. On n'observe pas le sillon longitudinal antérieur qui est presque de règle chez les Équidés actuels.

Les canines supérieures n'offrent rien de particulier dans leur morphologie. Bien développées chez les mâles, elles sont généralement absentes chez les femelles, bien que certains exemplaires montrent une canine réduite. Le diastème antérieur qui les sépare des incisives est plus long que chez le Cheval moderne. Au contraire le diastème postérieur, entre C^1 et P^2 , est nettement plus court.

Les séries molariformes comportent normalement 6 dents : 3 prémolaires et 3 molaires. L'exis-

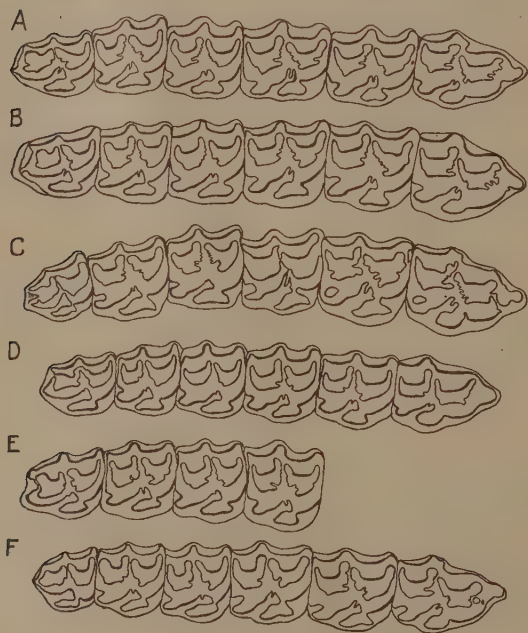


FIG. 70. — *Eq. (Amerhippus) Andium* WAGNER-BRANCO.
Séries molariformes supérieures droites.

A : V. 2159, B : V. 2161, D : V. 76 sont du Puninien de Chalán, Punin (Chimborazo). — C : V. 2135, Puninien de El Colegio, Punin (Chimborazo). — E : V. 78, type de *Neohippus rivadeneirae* SPILLM., Puninien de Llano Chico (Pichincha). — F : V. 430, type de *Neohippus postremus* SPILLM., Puninien de Alangasí (Pichincha). $\times 1/2$.

tence d'une petite P^1 (qui est beaucoup plus probablement une Dp^1 persistante), sur laquelle a beaucoup insisté W. Branco, est tout à fait exceptionnelle. Sur tout le lot réuni, 3 exemplaires seulement, 2 mâles et une femelle, présentent cette dent en place, et un autre mâle montre les petits alvéoles correspondants. Sur cette petite série, on note d'ailleurs d'importantes variations, comme par exemple la présence de la dent d'un seul côté, sa réduction plus ou moins accusée, son logement dans un alvéole propre ou dans celui de P^2 . De toute façon il s'agit d'un organe extrêmement réduit et de morphologie très simple. La date de sa chute est très variable : parmi les exemplaires précédents, la femelle, qui montre cette dent du côté gauche, avait atteint un âge très avancé car ses molariformes sont usées jusqu'aux racines et ont pratiquement perdu leurs replis d'émail. Il semble que la présence d'une première prémolaire ait été plus fréquente chez *E. (A.) insulatus* de Bolivie, ce qui concorde d'ailleurs avec le niveau plus ancien de cette dernière espèce ; *E. (A.) Andium*, qui semble en dériver, présenterait plus rarement ce souvenir archaïque. Parmi les types actuels,

les Couaggas et Faux Couaggas conservent la même dent avec une très forte fréquence ; et on la retrouve très souvent chez les *Equus* fossiles d'Europe.

La série P²-M³ (fig. 70), comme il a été dit, est relativement courte par rapport à celle du Cheval, mais comparable à celle des Zébrins. La longueur de la table d'usure, mesurée sur 27 échantillons, varie de 139 à 163 avec une moyenne de 147,4. Dans cette table, les prémolaires occupent une longueur de 75 à 92,5 avec une moyenne de 83 ; les molaires atteignent 55 à 70,5 avec une moyenne de 64,8. Le rapport des deux moyennes est 1,28. Ce même rapport, calculé sur chaque individu, oscille de 1,18 à 1,36. Ces chiffres sont élevés ; si on les compare aux valeurs trouvées chez les autres *Equus*, l'analogie la plus grande apparaît avec les *Pseudoquagga*. Les mesures de W. Branco [1883, tabl. I] donnent 1,06-1,19 pour *E. asinus* ; 1,17-1,20 pour le Cheval de Pinzgau ; 1,09-1,22 pour le Cheval arabe ; 1,24-1,29 pour les Poneys. Les échantillons de Zébrins que j'ai examinés donnent 1,06-1,16 pour les Zèbres vrais ; 1,27 pour le Zèbre de Grévy ; 1,19-1,21 pour les Couaggas et 1,22 à 1,32 pour les Faux Couaggas. En ce qui concerne les *Amerhippus*, les chiffres de M. Boule donnent 1,21-1,23 pour *E. (A.) insulatus* ; ceux de J. C. Merriam donnent 1,22-1,27 pour *E. (A.) occidentalis*. On remarquera que, d'une façon générale, les représentants du sous-genre américain montrent une notable réduction des molaires ; à cet égard, le caractère est plus accusé chez *E. (A.) Andium* que chez son prédécesseur *insulatus*. On observe un curieux parallélisme entre le fossile puninien et les Faux Couaggas africains, lesquels occupent une position extrême parmi les Équidés de l'Ancien Monde.

La courbure du fût varie beaucoup d'une extrémité à l'autre de la série dentaire, mais présente peu de variations individuelles pour une même catégorie. D'une façon générale, elle s'accroît de l'avant à l'arrière : P² est presque droite ; M¹ est fortement courbée vers l'intérieur, M² plus encore ; M³ est à la fois courbée vers l'intérieur et vers l'arrière.

La prémolaire antérieure, P² (fig. 71), a comme de coutume une section grossièrement triangulaire ; mais, comparée à celle du Cheval, elle est relativement plus courte et plus large. La dent vierge montre des cus-

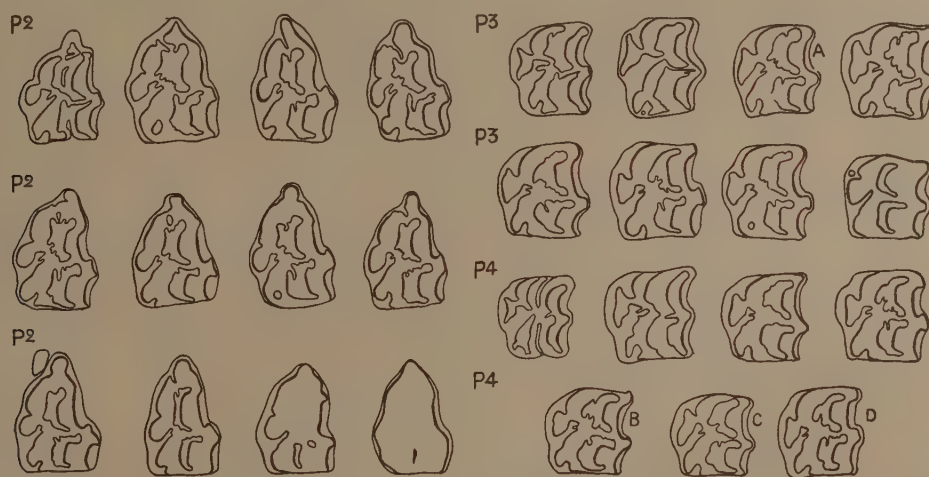


FIG. 71. — *Equus (Amerhippus) Andium* WAGNER-BRANCO. Variations de la surface d'usure de P², P³, P⁴ gauches.

P² (ex. de Punin). — P³ (A : ex. d'Alangasi, type de *N. postremus* ; les autres sont de Punin). — P⁴ (B : ex. de Llano Chico, type de *N. rivadeneirae* ; C : type de *N. postremus* et D sont d'Alangasi, les autres sont de Punin). × 1/2.

Remarquer la présence d'une Dp¹ accolée au 9^e ex. de P².

pides séparées par des vallées plus ou moins profondes, de sorte que les isthmes qui relient les denticules apparaissent à des âges différents. Les derniers à se former sont normalement ceux qui unissent protostyle et parastyle d'une part, hypostyle et metastyle d'autre part. Cependant, il arrive que demeure ouvert pendant quelque temps l'espace protostyle-paraconule ; il en résulte que, même dans une dent apparemment rasée, on peut encore observer une communication de ciment entre le croissant antérieur et le flanc antéro-interne (V. 2135, fig. 71, 2^e P²). Dans d'autres exemplaires on observe des vestiges de cette communication sous forme d'un profond golfe débouchant à l'extérieur (V. 2152, V. 2002, fig. 71, 3^e et 4^e P²), d'un diverticule relié au croissant antérieur (V. 447, fig. 71, 5^e P²), ou même d'un îlot situé à mi-chemin de l'ancienne communication (V. 2163, fig. 71, 6^e P²). Le protocône, comme chez le Cheval, est toujours arrondi et déjeté vers l'arrière par rapport à son isthme : il conserve dans cette dent un aspect archaïque. Entre l'hypocône et l'hypostyle, il existe normalement un golfe qui s'ouvre près de l'angle postéro-interne. Exceptionnellement ce golfe s'étrangle pour

former un flot (V. 2135, V. 2106, fig. 71, 2° et 7° P²; et fig. 70 C). Mais cette particularité est beaucoup plus rare dans cette espèce que ne l'a cru W. Branco. Je ne l'ai observée que dans quatre échantillons sur 71 P² étudiées; 2 de ces 4 appartenant à un même individu. Il faut noter que précisément le lectotype de « *N. postremus* » (V. 430) présente cet flot à gauche mais non à droite. Là encore il s'agit d'un souvenir ancestral, fréquent chez *E. (A.) insulatus* auquel il a donné son nom, beaucoup plus exceptionnel chez son probable descendant *E. (A.) Andium*. Sur le flanc externe, le parastyle est beaucoup moins accentué que chez le Cheval; il n'est guère marqué que chez les jeunes individus et s'efface presque complètement avec l'âge. Le mésostyle est large et anguleux et montre une certaine tendance à se diviser, ce qu'on n'observe jamais dans les dents suivantes; mais le sillon longitudinal, quand il existe, n'est jamais aussi profond que chez le Cheval. Le pli caballin ou entostyle est toujours bien marqué chez la dent jeune, mais s'efface plus rapidement que chez le Cheval. Les croissants internes, qui ont un degré de complication moyen, se simplifient avec l'âge et s'étrécissent progressivement (V. 2150, fig. 71, 10° P²). Dans la dent extrêmement usée (V. 381, V. 2158, fig. 71, 11° et 12° P²), l'émail forme une simple ligne périphérique; dans la partie centrale, le croissant postérieur est le dernier à disparaître; finalement, l'émail périphérique lui-même se fragmente.

Les dents moyennes, P³ à M² (fig. 70-72), présentent entre elles des caractères distinctifs semblables à ceux qui permettent de numérotter les dents homologues du Cheval. Leur morphologie de détail répond aux caractères que j'ai déjà signalés pour le sous-genre *Amerhippus*, et rappelle d'assez près les Zébrins actuels et les Chevaux fossiles du groupe de *E. Stenonis*. On peut mentionner en particulier la forme toujours simple du parastyle et du mésostyle, le développement réduit du protocône vers l'avant et son allure gibbeuse du côté postéro-externe. Le pli caballin, bien marqué sur les jeunes prémolaires, s'atténue avec l'âge; il est toujours discret sur les molaires. Les prémolaires P³ et P⁴ peuvent éventuellement montrer un flot provenant de l'étranglement du golfe entre hypocône et hypostyle (V. 2195, fig. 71, 7° P³), semblable à celui signalé dans P². Mais là encore le caractère est bien plus exceptionnel que ne l'a cru W. Branco: je ne l'ai trouvé que 4 fois sur 88 P³; on peut y ajouter une P³ très peu usée (V. 369, fig. 71, 2° P³) où l'on observe un petit flot d'ivoire placé à l'entrée du golfe entre l'hypostyle et l'hypocône, qui représente une sorte d'intermédiaire, et dans laquelle les stades d'usure postérieurs auraient sans doute réuni les deux cuspidés; par contre je n'ai observé la disposition

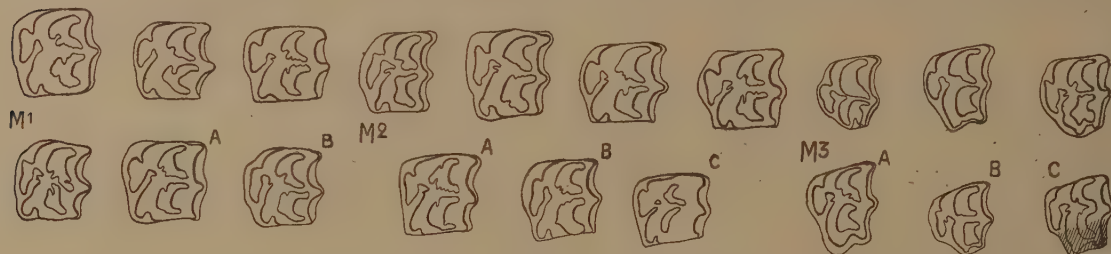


FIG. 72. — *Equus (Amerhippus) Andium* WAGNER-BRANCO. Variation de la surface d'usure de M¹, M², M³ gauches.

A : type de *N. rivadensei* est de Llano Ch'co; B : type de *N. postremus* et C (M³ à usure oblique) sont d'Alangasi. Les autres exemplaires sont de Punín. × 1/2.

étudiée sur aucune P⁴, où je ne connais sa présence éventuelle que par le témoignage de W. Branco. Il n'est pas besoin de détailler les variations individuelles ou les changements dans les dessins d'émail provoqués par l'usure: on observe chez *E. (A.) Andium* une gamme de variations semblable à celle que l'on connaît chez le Cheval. Je signalerai seulement une P³ très usée (V. 381, fig. 71, 8° P³) qui porte, en avant du protocône, un flot qui pourrait représenter une dépendance de ce dernier, et que je ne retrouve d'ailleurs pas de l'autre côté chez le même individu.

La dernière molaire, M³ (fig. 72), se différencie de celle du Cheval d'abord par sa taille relativement réduite. Cette réduction, toujours notable, est d'ailleurs sujette à de fortes variations. Elle est particulièrement nette dans le lectotype de « *N. postremus* » de Spillmann; mais ce n'est pas une particularité spécifique, car des exemplaires de la localité type de Punín présentent le caractère au même degré. On retrouve dans cette dent les caractéristiques déjà signalées: simplicité du parastyle et du mésostyle, réduction très poussée de la partie antérieure du protocône. Sur le flanc postérieur, un profond sillon sépare le métastyle et l'hypostyle, ce dernier étant plus saillant vers l'arrière, comme c'est le cas de tous les *Amerhippus*.

2) LA DENTITION DÉFINITIVE INFÉRIEURE. — Les incisives inférieures (fig. 61), comme chez tous les *Amerhippus* et chez *Pseudoquagga*, se caractérisent par l'absence totale du cornet externe.

Il en résulte que les dents ont au début une forme de biseau, de sorte que la table d'usure dans les premiers stades diffère totalement de celle observée chez le Cheval : en premier lieu on n'y observe jamais de « marque » ; d'autre part, la section de la dent est beaucoup plus réduite antéro-postérieurement et par conséquent relativement plus large transversalement. Par ailleurs l'émail, qui est très épais sur la face antérieure, est au contraire extrêmement mince postérieurement. Notons, enfin, que le sillon longitudinal antérieur est pratiquement inexistant.

Les canines sont bien développées chez les mâles, sans atteindre cependant la vigueur exceptionnelle des mêmes éléments chez les Couaggas et les Pseudo-Couaggas. Elles sont placées très près des incisives. Par contre le diastème entre canine et prémolaire est important.

La série molariforme (fig. 73) comprend 6 dents qui vont de P_2 à M_3 . La longueur de cette série varie d'une façon surprenante, plus que celle des dents supérieures. Il semble que l'usure exerce sur les dents mandibulaires de plus fortes modifications, probablement en rapport avec l'obliquité du fût des dents extrêmes par rapport à la surface d'usure. Mais en outre la variation individuelle paraît avoir été considérable. 21 tables dentaires mesurées donnent 132

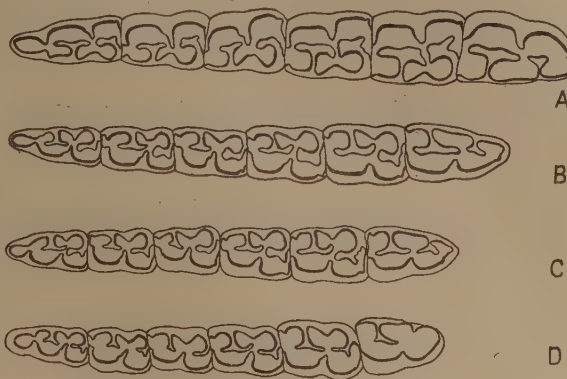


FIG. 73. — *Equus (Amerhippus) Andium* WAGNER-BRANCO. Série molariformes inférieures. $\times 1/2$.

A : V. 2189, Q. Colorada, Punin (le plus fort exemplaire connu). — B, V. 2138 et D, V. 2180 : exemplaires moyen et petit, Chalán, Punin (Chimborazo). — C : V. 290, type de *Hippidium Jijoni* SPILLM., La Magdalená (Pichincha).

et 167 comme chiffres extrêmes, et 147,5 comme moyenne. La longueur de la table d'usure des 3 prémolaires, déterminée sur 35 exemplaires, varie de 70 à 86,5, avec 77,3 de moyenne. Celle des molaires, sur 32 échantillons, varie de 61,5 à 82 avec 69,8 de moyenne. Dans l'ensemble, les 3 prémolaires sont toujours plus longues que les 3 molaires, avec une seule exception, où la différence est d'ailleurs insignifiante. Le rapport entre les deux moyennes de longueur donne 1,11. Si l'on établit le même rapport sur chacun des 21 individus qui possèdent la série molariforme complète, on aboutit à des chiffres qui varient de 0,99 à 1,20 avec une moyenne de 1,10 ; cette dernière est pratiquement identique au rapport précédent (1,11), établi entre les deux moyennes de longueurs. Une fois encore, nous constatons une marge de variation importante en ce qui concerne cette proportion, mais les rapports obtenus forment une série continue dans laquelle il est impossible d'établir une coupure. Il faut d'ailleurs remarquer que les 3 Couaggas étudiés donnent une variation presque identique : 1,04-1,20. Les Faux Couaggas ne s'éloignent guère de la moyenne de *E. Andium* et accusent 1,08-1,11 sur 3 exemplaires. Au contraire, les Zèbres vrais donnent des chiffres dans l'ensemble plus faibles : 0,98-1,04 sur 3 échantillons.

Si l'on compare cette série molariforme avec celle du Cheval (E. 746, fig. 85 C), on constate que les prémolaires sont relativement larges, tandis que les molaires apparaissent courtes et plutôt étroites. Il semble que *E. (A.) Andium* se caractérise par une réduction des molaires vraies. Mais cette réduction est très variable, surtout en ce qui concerne M_3 , comme nous le préciserons plus loin.

La première prémolaire, P_2 , comparée à celle du Cheval, est courte et large. En avant, son paraconide est arrondi et ne porte pas de parastyle individualisé. Le métaconide et le métastyle sont à peine séparés, quelquefois complètement unis, et sont très développés postérieurement ; l'entoconide est amplement développé transversalement. Des deux golfes internes, l'antérieur est réduit, le second beaucoup plus important,

mais tous deux conservent une morphologie simple. Du côté externe, le protoconide et l'hypoconide ont leur muraille arrondie. Le golfe qui les sépare présente rarement une ébauche de ptychostylide. Sur le bord antéro-externe, un protostylide est presque constant, sauf dans les dents trop usées. On peut observer, mais rarement, et seulement sur des dents jeunes, un petit îlot d'émail placé près du bord postérieur, entre l'entostylide et l'hypostylide (V. 1397). Il arrive parfois que la dent présente une obliquité anormale par rapport à la table d'usure, et il en résulte d'importantes modifications dans les dessins d'usure (V. 2089).

Les deux prémolaires suivantes, P_3 et P_4 , sont des dents courtes et larges. Dans la dent très jeune, le métastylide reste quelque temps isolé, avant de s'unir au métaconide; par la suite ces deux éléments prennent la forme d'une double boucle ample, l'antérieure étant arrondie, la postérieure subtriangulaire. Les golfes internes ont toujours un dessin simple. Sur le côté externe, protoconide et hypoconide sont larges et relativement courts, avec leur flanc externe plus arrondi que chez le Cheval. Le protostylide est très fréquent, surtout dans les dents jeunes. Le ptychostylide est généralement très effacé.

Les deux premières molaires M_1 et M_2 sont nettement plus étroites que les dents antérieures, surtout à l'état jeune. Lorsqu'elles sont vierges ou peu usées, le lobule postérieur, qui correspond à l'hypoconulide et à l'entostylide, forme une sorte de petit talon qui donne à la dent un aspect comparable à celui de M_3 . Mais rapidement, avec l'usure, ce bec postérieur se résorbe et s'aplatit contre le fût de la dent; il n'en subsiste que deux plis appliqués contre l'hypoconide et l'entoconide. Les dents peu usées montrent d'abord 3 figures séparées, constituées respectivement par l'hypoconide et l'entoconide, le protoconide et le métastylide, et enfin le métaconide. Celui-ci est le dernier à se réunir avec les autres et son isthme reste étroit pendant quelque temps. Par la suite, métaconide et métastylide dessinent une double boucle comparable à celle des prémolaires postérieures, mais toujours moins ample. Dans les molaires, le protostylide est beaucoup plus rare que dans les dents antérieures, et quand il existe il est généralement peu accentué. Le ptychostylide, qui peut également exister, disparaît rapidement avec l'usure.

La dernière molaire, M_3 , montre de grandes variations de taille, soit par l'usure, soit d'un individu à l'autre. Le lot examiné varie de 23,7 à 33,2 pour la longueur et de 10,8 à 14,2 pour la largeur maxima de la surface d'usure. Encore ces limites seraient-elles dépassées si l'on tenait compte (j'en ai fait abstraction) des dents en cours d'éruption et des pièces à usure anormale. Cette variabilité extraordinaire montre bien le danger qu'il y a à créer des espèces de Chevaux sur des dents isolées. Par contre, la figure formée par les replis d'émail est assez constante, sauf bien entendu les modifications classiques au cours des premiers stades d'usure: le dernier isthme qui se forme est celui qui unit l'hypoconide avec le lobe antérieur (protoconide, métaconide, métastylide). Je n'ai jamais observé de protostylide sur cette dent. Le ptychostylide est généralement absent, rarement ébauché dans la dent jeune. Le lobule postérieur, ou hypoconulide, est toujours simple, alors que M. Boule a montré que, chez *E. (A.) insulatus*, le même élément peut se compliquer; il en est de même chez le Cheval moderne; la simplicité observée chez *E. (A.) Andium* est peut-être une conséquence de sa réduction de taille.

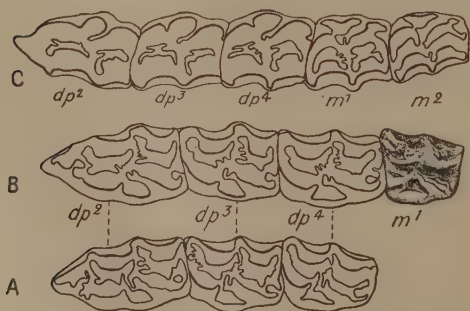


FIG. 74. — *Equus (Amerhippus) Andium* WAGNER-BRANCO.
Dents de lait supérieures. $\times 1/2$.

A : V. 2100, exemplaire de moins d'un an, Q. Colorada, Punin (Chimborazo); remarquer l'îlot du type *insulatus*. — B : V. 1487, exemplaire prenant un an, Chalan, Punin (Chimborazo). — C : V. 1486, exemplaire de deux ans faits, Q. Grande, Punin (Chimborazo).

3) LA DENTITION DE LAIT SUPÉRIEURE. — Je n'ai aucun document sur les incisives et les canines de la première dentition supérieure.

En ce qui concerne les molaires de lait, il faut probablement y inclure la petite dent antérieure, généralement caduque de bonne heure, mais qui peut exceptionnellement subsister en même temps que la dentition définitive. Les paléontologistes, comme W. Branco, la considèrent généralement comme une P^1 , tandis que les zoologistes interprètent comme une Dp^1 la dent homologue que l'on trouve parfois chez le Cheval ou l'Ane et souvent chez les Couaggas et Pseudo-Couaggas. C'est probablement cette dernière opinion qui est la plus fondée. Mais je ne reviendrai pas sur cette dent qui a été traitée précédemment.

Les trois molaires de lait principales (fig. 74) ressemblent beaucoup aux prémolaires qui les remplaceront. Elles s'en distinguent d'abord par leur fût court et leurs racines écartées; ensuite

par leur forme plus allongée et plus étroite. Dans l'ensemble, les replis d'émail sont plus compliqués que dans les dents définitives. En outre le protocône de Dp^3 et Dp^4 est plus atrophié antérieurement, plus « hippidiforme » que celui de P^3 et P^4 , mais il est plus allongé antéro-postérieurement que chez Dp^2 ou P^2 . Notons qu'il existe parfois une légère indication d'un protostyle que l'on observe également dans les molaires de lait de *E. (A.) insulatus* et de *E. Stenonis*.

Les dimensions de ces dents sont les suivantes :

	longueur	largeur
Dp^2 (5 ex.).	38,5 à 40,6	22 à 24,4
Dp^3 (8 ex.).	27 à 31,4	22,5 à 25,4
Dp^4 (11 ex.).	26,5 à 32,1	21,7 à 25,4

4) LA DENTITION DE LAIT INFÉRIEURE. — Les incisives inférieures de la première dentition, comme les définitives, se caractérisent par l'absence de cornet externe (fig. 61 A). Comme il est de règle dans la dentition de lait, ces dents présentent un collet bien marqué et leur couronne s'élargit rapidement. A l'état vierge elles ont une forme de biseau. La surface d'usure est étroite antéro-postérieurement. L'émail antérieur est assez épais, tandis que celui de la face postérieure est extrêmement mince.

Une mandibule d'un poulain de 4 mois environ (V. 1920, fig. 61 A) montre une minuscule canine de lait, logée dans un alvéole peu profond. Je ne sais si cette dent était constante chez *E. (A.) Andium*. J'en retrouve une très semblable dans un exemplaire actuel de *E. (P.) Boehmi Boehmi* (MPM, coll. Sjöstedt, n° 179) d'environ 1 an et demi. Au contraire, chez le Cheval moderne, cette dent est assez exceptionnelle ; c'est chez le Cheval arabe qu'on en signale le plus de cas ; et en général la dent n'a à peu près pas d'alvéole, elle est simplement enchassée dans la gencive.

La série molariforme de la première dentition comprend normalement 3 dents, Dp_2 - Dp_4 . W. Branco a observé en outre un minuscule alvéole plus antérieur qui peut correspondre à une Dp_1 , et M. Boule a fait une observation analogue chez *E. (A.) insulatus* de Tarija. Rien dans mon matériel ne me permet de confirmer cette indication : il est probable que le caractère en question n'était pas constant chez *E. (A.) Andium*.

Les 3 dents de lait principales (fig. 75) ont une hauteur réduite ; elles sont relativement longues et étroites. Leur flanc externe est largement convexe dans les dents jeunes. Les replis d'émail sont plus compliqués que dans les dents définitives.

Dp_2 porte en avant un paraconide bien individualisé, précédé par un parastylide tranchant. Sur le flanc antéro-externe, le protostylide dessine une crête visible. Au contraire de ce qu'on a vu chez P_2 , le métaconide et le métastylide sont bien séparés, situés de part et d'autre de leur pédoncule commun, et leur usure donne la figure classique en forme de double boucle. Dans les pièces usées, le métaconide se réunit au paraconide. On peut signaler ici une anomalie intéressante : une Dp_2 vierge (V. 2576, fig. 75 G), trouvée dans la quebrada de Otón, présente trois cuspidés entre le paraconide et l'entoconide ; il semble que le métastylide soit divisé en deux, comme on

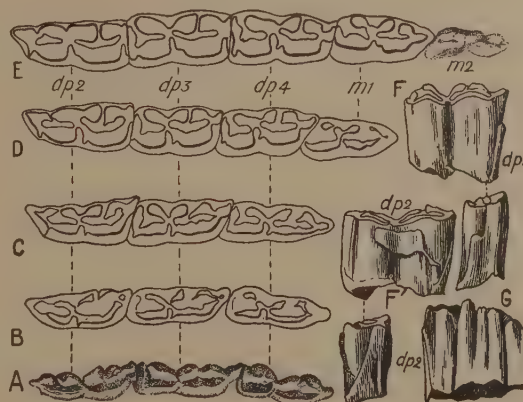


FIG. 75. — *Equus (Amerhippus) Andium* WAGNER-BRANCO.
Dents de lait inférieures. $\times 1/2$.

A : V. 2858, série Dp_2 - Dp_4 vierges. — B : V. 2088, série Dp_2 - Dp_4 à peine usées. — C : V. 1920, série Dp_2 - Dp_4 moyennement usées. — D : V. 278, exemplaire d'un an. — E : V. 2128, exemplaire d'un an 1/2. — F, F' : V. 334, Dp_2 et Dp_3 , faces externes et postérieure. — G : V. 2576, Dp_2 face interne montrant la division du métastylide. — A, B, C, D, E de Chalán, Punín ; F d'Alangasi ; G de la q. de Otón.

l'observe sur la dent homologue de *E. (A.) insulatus* dont M. Boule a figuré deux exemplaires [1920, pl. XIII, fig. 3-4], et aussi chez *E. (A.) Santae-Elenae* comme nous le verrons plus loin. Mais ce caractère est tout à fait exceptionnel chez *E. (A.) Andium* où il représente peut-être un souvenir ancestral. Dp_2 , comme les dents suivantes, présente un ptychostylide mieux marqué que dans les dents définitives, mais jamais d'ectostylide.

Dp_3 et Dp_4 ont leur extrémité antérieure tronquée, avec un pli externe (protostylide) et un pli interne (parastylide). Le ptychostylide est généralement bien marqué et peut même, exceptionnellement, être double. Le bord postérieur se projette en un bec à pointe dirigée vers l'intérieur (entostylide) et qui persiste quelque temps, surtout chez Dp_4 . Dans les stades d'usure avancé, ce bec s'aplatit antéro-postérieurement et s'élargit latéralement, par le jeu d'une colonnette postéro-externe (équivalente d'un hypoconulide) peu élevée et qui n'apparaît donc que tardivement dans la surface masticatrice. Le même phénomène a lieu aussi chez Dp_2 , mais d'une façon progressive, par suite de la forme différente de son pilier postérieur. On se rendra compte de cette morphologie sur la fig. 75 F et F' où sont représentées les faces postérieures d'une Dp_2 et d'une Dp_3 (V. 334). Dp_4 est à cet égard semblable à Dp_3 , mais avec un pilier plus bas encore, qui n'est attaqué que tardivement par l'usure. Cette colonnette postérieure a déjà été observée par W. Branco chez Dp_3 de la même espèce [1883, pl. III, fig. 7] et par M. Boule chez Dp_4 de *E. (A.) insulatus*; selon le dernier auteur, il s'agit probablement d'un caractère archaïque en voie de disparition, que l'on retrouve également chez *E. Stenonis* et chez les Zébrins actuels.

Une quarantaine de molaires de lait inférieures me permet de noter qu'en ce qui concerne les dimensions, on observe peu de variations individuelles, mais que, par contre, l'usure produit un élargissement et un raccourcissement notables, surtout dans la dent moyenne. La longueur totale de la série n'est d'ailleurs guère affectée, car la réduction porte simplement sur les becs postérieurs qui font que les dents jeunes se chevauchent, tandis que les pièces usées sont juxtaposées.

La longueur totale des 3 molaires de lait varie de 95 à 88, le dernier chiffre concernant un animal qui a dépassé un an, avec M_1 déjà un peu usée. Dp_2 vierge a une longueur de 32 à 34 et une largeur de 11,5 à 12; l'usure affecte peu sa longueur qui ne s'abaisse pas au-dessous de 30,7; par contre la largeur peut s'élever jusqu'à 15,6. Dp_3 vierge mesure 31,5-32,1 sur 11,6-12,5; l'usure la raccourcit jusqu'à 26,2 et l'élargit jusqu'à 15,6. Dp_4 débute avec une longueur de 31-32,4 et une largeur de 10,7-12 pour atteindre après usure une longueur minima de 27,4 et une largeur maxima de 15,7.

LA COLONNE VERTÉBRALE (fig. 76). — La colonne vertébrale de *E. (A.) Andium* est connue par de très nombreuses pièces, dont quelques-unes associées, mais il n'a pas encore été trouvé de série vertébrale complète.

L'atlas a été étudié sur 20 échantillons, pour la plupart complets. Son style, la disposition des apophyses et des orifices, sont pratiquement les mêmes que dans les Équidés actuels et ne demandent donc pas de description de détail. Cependant, par la forme subrectangulaire de sa face dorsale courte et large et par ses ailes nettement ourlées, il se rapproche plus de la pièce homologue des Zébrins que de celle du Cheval; ou plus exactement les Zébrins forment une sorte de transition entre le fossile sud-américain et le Cheval. Les dimensions de la pièce sont les suivantes :

Largeur maxima.	(12 ex.)	120	à 142	moy. 135,8
Longueur totale.	(18 ex.)	79	à 90	moy. 83,7
Largeur de l'articulation crânienne.	(19 ex.)	72	à 82,8	moy. 77,1
Largeur de l'articulation caudale.	(16 ex.)	72,4	à 81	moy. 78,3

On notera la parfaite concordance des chiffres moyens trouvés pour les articulations avec ceux qui caractérisent les condyles occipitaux et l'axis; cette constatation donne entière confiance dans la valeur des moyennes observées.

L'axis est représenté par 15 pièces presque toutes incomplètes. Comparé à celui du Cheval,

il apparaît court et massif, par suite de son plus grand développement relatif en largeur et en hauteur. L'apophyse odontoïde est courte et plutôt large. Le pont qui borde en avant le foramen intervertébral est très puissant, et ce caractère est constant dans toutes les pièces examinées ; je retrouve la même disposition chez les Couaggas, avec cependant quelques exceptions ; le même pont est grêle chez les Chevaux et les Zèbres vrais ; il est même souvent interrompu chez ces derniers. Les processus transverses sont très saillants vers l'extérieur ; leur bord antéro-latéral est convexe et leur extrémité est aiguë. Les zygapophysys postérieures sont très divergentes, mais peu développées vers l'arrière, de sorte qu'en vue dorsale la cavité glénoïde est un

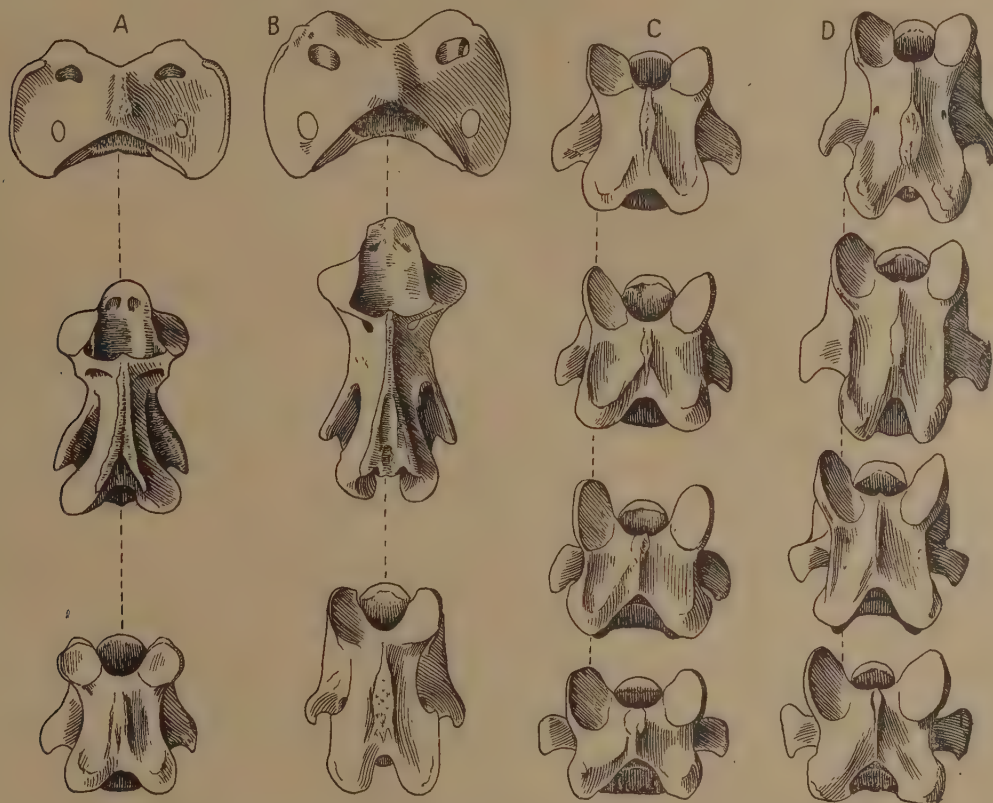


FIG. 76. — Vertèbres cervicales d'Équidés. $\times 1/4$.

A et C : *Equus (Amerhippus) Andium*, Puninien, Punin (Chimborazo). — B et D : *Equus (Equus) caballus domestique*, Équateur.

peu visible dans leur échancrure. La crête médiane ventrale est plus marquée que chez le Cheval et se termine en arrière par un mucron qui fait saillie sur le bord de la cavité glénoïde ; en avant, la même crête se divise en deux lignes rugueuses mieux indiquées que chez le Cheval. Les principales dimensions sont les suivantes :

Longueur, depuis l'apophyse odontoïde jusqu'aux postzygapophysys.	(6 ex.)	129	à	142	moy.	138
Largeur de l'articulation atlantienne.	(12 ex.)	67,6	à	82,2	moy.	77,7
Largeur sur les postzygapophysys.	(5 ex.)	60,2	à	79	moy.	70,3

Les cervicales suivantes sont connues par 11 troisièmes, 10 quatrièmes, 4 cinquièmes, 13 sixièmes et 8 septièmes. Dans l'ensemble, comme on peut le voir sur les figures, elles sont beaucoup plus

courtes et relativement plus larges que celles du Cheval moderne. Cette largeur s'observe aussi bien sur l'arc neural que sur les zygapophyses ou les processus transverses ; elle est encore accentuée par le faible développement vers l'arrière des zygapophyses qui diffèrent profondément de celles du Cheval. Les dimensions des pièces adultes sont les suivantes :

	Longueur sur les zygapophyses	Largeur sur les prézygapophyses	Largeur sur les postzygapophyses
C3 variations.....	85 à 96,5	63 à 70	58 à 68
moyennes.....	91,1	67,3	62,9
C4 variations.....	90 à 101,6	69,7 à 76,8	65,5 à 73,6
moyennes.....	95,1	73,2	69,9
C5 variations.....	90 à 94,6	70 à 83	67 à 80,3
moyennes.....	92,8	75,7	73,2
C6 variations.....	74 à 86,2	63 à 85	69,2 à 82,3
moyennes.....	83,2	74,9	77,4
C7 variations.....	67,5 à 78	75 à 85	67 à 79
moyennes.....	71,0	80,1	74,5

On peut admettre en conclusion que le Cheval fossile des Andes équatoriennes possédait un cou court et puissant. Il faut rappeler qu'à plusieurs reprises des auteurs qui se sont occupés des Chevaux sud-américains ont fait la même observation : c'est le cas en particulier de J. Boas sur *E. (A.) neogaeus* (= *E. lundii*). Cependant d'autres spécialistes ont prétendu que, étant donné la variabilité des proportions des vertèbres cervicales, ce caractère n'était pas significatif. En ce qui concerne *E. (A.) Andium*, on reconnaîtra que la comparaison faite sur la fig. 76 apparaît très démonstrative ; d'autre part l'examen du lot étudié montre que, en dépit d'une certaine variabilité, les vertèbres fossiles sont toujours courtes et massives et restent bien distinctes de celles du Cheval et même des Zébrins. J'inclinerais même à penser que ce cou court et puissant est constant chez le sous-genre *Amerhippus* et qu'il est corrélatif de ses particularités crâniennes. Il est probable que les Chevaux quaternaires sud-américains devaient avoir un port de tête bien différent de celui des Chevaux actuels.

Il y a peu à dire des vertèbres des autres régions, car les petites différences observées nécessiteraient une connaissance étendue des variations chez le Cheval, pour décider si elles sont ou non significatives.

LE MEMBRE ANTÉRIEUR ET SA CEINTURE. — L'OMOPLATE. — L'omoplate est rarement conservée en entier. L'une des pièces les plus complètes (V. 2284) est représentée dans la fig. 77 B. Elle montre des différences sensibles avec l'élément homologue du Cheval moderne. On remarque que le col est étroit, et suivi par un élargissement important et rapide. Le bord cervical, après avoir dessiné une grande concavité, forme un angle très marqué et se continue ensuite parallèlement à l'épine de l'omoplate en montrant un rebord qui longe la face interne. Le bord axillaire forme également un angle avant de prendre une direction rectiligne. Il semble que la partie terminale ou spinale de l'os était plus étendue que chez le Cheval. L'épine se prolonge un peu plus sur le col que chez la forme actuelle ; elle est plus élevée et le *tuber spinae* est pratiquement vertical au lieu de surplomber la fosse infra-épineuse comme chez le Cheval ; par contre, dans son parcours moyen, l'épine est davantage évidée du côté de la fosse supra-épineuse. Sur la face interne, la fosse supra-scapulaire est plus prolongée vers l'extrémité spinale que chez le Cheval moderne.

Dimensions :

Longueur totale.....	mesures imprécises ; la moyenne paraît voisine de 300
Largeur au niveau du <i>tuber scapulae</i>	(16 ex.) 72,6 à 91,6 moy. 83
Grand diamètre de la cavité glénoïde.....	(17 ex.) 49 à 59,5 moy. 54,2
Diamètre interno-externe de la cav. glénoïde.....	(17 ex.) 40 à 48,5 moy. 43,6
Diamètre minimum du col.....	(19 ex.) 46 à 57,4 moy. 51,7

L'HUMÉRUS. — L'humérus a fait l'objet d'une bonne description de la part de W. Branco. La série que j'ai entre les mains me permet cependant d'en préciser les dimensions moyennes et de confirmer la constance de certains détails morphologiques.

L'os présente une physionomie particulière (V. 2452, fig. 77 E) due à une diaphyse relativement grêle accompagnée d'épiphyses fortement élargies.



FIG. 77. — Omoplates et humérus d'Équidés. $\times 1/5$.

A, G : *Equus (Amerhippus) Santae-Elenae* (SPILLM.) (A : V. 1461, G : V. 5), Carolinien, La Carolina (Guayas). — B, E : *Eq. (Amerhippus) Andium* WAGNER-BRANCO (B : V. 2284, E : V. 2452), Puninien, El Colegio et Mañatut, Punin (Chimborazo). — C, F : *Eq. (Amerhippus) Martinei* (SPILLM.), V. 543, Chichéen, Río Chiche (Pichincha). — D, H : *Eq. (Equus) caballus* L., domestique, E. 746, Équateur.

L'extrémité distale se caractérise surtout par le rabattement vers l'extérieur des tubérosités postérieures qui bordent la cavité olécranienne. En particulier l'entépicondyle (ou épitrochlée), qui s'élève chez le Cheval perpendiculairement à l'axe de la poulie distale, est ici recourbé au-dessus de la fosse olécranienne. Il en résulte que l'épaisseur (antéro-postérieure) de l'extrémité distale est toujours inférieure à la largeur de la face articulaire. C'est là un caractère que nous retrouverons chez les autres *Amerhippus* de l'Équateur, et qui est probablement constant dans le sous-genre. Le rapport inverse s'observe chez le Cheval, par suite de sa disposition distincte. On trouve un type intermédiaire chez les Zébrins et même chez l'Ane.

Sur la face antérieure on observe, près de l'angle externo-supérieur de la face articulaire, un tubercule bien marqué, déjà signalé par W. Branco [1883, pl. VII, fig. 2 : h] : c'est le lieu d'insertion du ligament latéral externe de l'articulation du coude. Il est parfaitement constant et on le retrouve d'ailleurs chez les autres espèces fossiles de l'Équateur. Il manque complètement chez le Cheval ; mais on en observe une ébauche chez l'Ane et les Zébrins.

La gouttière de torsion, où se loge le muscle brachial, est relativement étroite et profonde. La tubérosité deltoïde est fortement saillante vers l'extérieur.

La tête de l'os, bien que relativement plus large, est comparable à celle du Cheval. Des trois tubérosités antérieures, c'est l'interne, dépendance du trochin, qui est la plus élevée. Le faible développement du tubercule médian, signalé par W. Branco, n'est pas constant. Sur le flanc interne, sous le trochin, existe une dépression toujours plus profonde que chez le Cheval ; elle correspond à l'extrémité supéro-interne de l'insertion du muscle brachial.



FIG. 78. — Radio-cubitus gauches d'Équidés. $\times 1/5$.

De gauche à droite : V. 2480 : *Equus (Amerhippus) Andium* WAGNER-BRANCO, Puninien, Chalán, Punin (Chimborazo) ; V. 6 : *Equus (Amerhippus) Santa-Elenae* (SPILLM.), Carolinien, La Carolina (Guayas) ; P. 746 : *Equus (Equus) caballus* L., domestique, Équateur.

Dimensions :

Longueur sur la tête articulaire.....	(12 ex.)	216	à	247	moy.	233,9
Longueur totale sur le trochin.....					moy. probable	250
Largeur maxima proximale.....	(6 ex.)	82	à	96	moy.	88,2
Largeur de l'articulation distale.....	(30 ex.)	64,2	à	76	moy.	69,3
Épaisseur distale (perpendiculaire au bord antérieur)...	(28 ex.)	62,3	à	73	moy.	66,0

LE RADIO-CUBITUS (fig. 78). — Les récoltes antérieures n'avaient pas encore fait connaître de radio-cubitus complet de *E. (A.) Andium*. Nos collections comprennent 8 échantillons pratiquement entiers et une quarantaine de pièces fragmentaires, ce qui permet de préciser les dimensions davantage que n'avait pu le faire W. Branco.

Il n'y a pratiquement pas de détail morphologique qui permette de différencier cette pièce de celle des Équidés modernes. L'échancrure constante sur le bord interne, sous l'élargissement proximal, sur laquelle W.

Branco [1883, pl. VI, fig. 5 : a] a attiré l'attention, est effectivement absente chez le Cheval, mais je la retrouve constamment chez les Zébrins. Cependant l'os fossile se singularise par ses proportions courtes et larges. Dans toute la faune actuelle, *Pseudoquagga* est celui qui se rapproche le plus de notre fossile, tout en restant très en deçà. L'élargissement du radius ne concerne pas

seulement les épiphyses, comme chez l'humérus, mais bien plutôt la diaphyse qui est remarquablement trapue. Les caractéristiques apparaissent dans les dimensions suivantes :

Longueur totale du radio-cubitus.....	(8 ex.)	319	à 357	moy. 331,4
Longueur du radius.....	(15 ex.)	253	à 285	moy. 263,3
Largeur proximale maxima.....	(30 ex.)	72	à 84,2	moy. 77,3
Largeur de l'articulation proximale.....	(31 ex.)	64	à 75,5	moy. 70,3
Largeur au milieu de la diaphyse.....	(22 ex.)	36,5	à 46	moy. 42,2
Largeur distale maxima.....	(25 ex.)	63	à 73	moy. 69,0
Largeur de l'articulation distale.....	(23 ex.)	54	à 61,3	moy. 58,1

Je n'ai pas tenu compte, dans ces limites de variations, d'un radius mesuré par W. Branco et qui atteint 252 de longueur : il est probable qu'il s'agit d'un subadulte car il est petit et relativement peu élargi aux extrémités.

LE CARPE. — Le carpe est représenté par 7 scaphoïdes, 5 lunaires, 4 pisiformes, 2 trapézoïdes, 9 grands os et 6 unciformes. Seul le pyramidal reste inconnu.

Dans l'ensemble, les différences avec le Cheval sont minimes. On note cependant un développement antéro-postérieur plus grand du magnum, en relation avec la forme correspondante de la face proximale du canon antérieur. Corrélativement, la surface articulaire distale du grand os est souvent interrompue dans sa partie médiane, et son lobe postérieur est plus étroit et plus profond que chez le Cheval. Entre cet élément et l'unciforme, il apparaît souvent une lumière médiane à la partie inférieure, lumière qui réduit l'extension de la surface d'articulation postérieure de l'unciforme avec le métacarpien III. D'une façon constante, l'unciforme s'articule plus largement avec le lunaire, de telle sorte que ce dernier présente des faces articulaires antérieures presque égales pour le magnum et l'unciforme. Enfin les trapézoïdes connus ne présentent pas d'articulation avec le métacarpien III ; leur bec postérieur vient, au contraire, en contact avec le magnum qui porte à cet effet une petite facette supplémentaire qu'on ne retrouve pas chez le Cheval. Le pisiforme est très variable dans sa taille ; il est moins haut mais plus allongé que celui du Cheval moderne.

LE MÉTACARPE. — Le métacarpe comprend, comme chez les Chevaux, un canon et deux stylets latéraux. Ces derniers os, en règle générale, ne se soudent pas au métacarpien central, même à un âge avancé. Ceci explique la rareté des pièces associées : j'ai pu cependant observer 5 exemplaires avec un ou deux stylets en connexion.

Les stylets latéraux sont à un stade de réduction moins avancé que chez le Cheval, plus comparable à celui des Couaggas et des Pseudo-Couaggas. Ils sont relativement longs et atteignent 72 à 74 % du canon central, l'interne étant légèrement plus long que l'externe. Mais surtout ils se distinguent de ceux du Cheval par une force plus grande ; en particulier leur partie distale est beaucoup moins effilée et se termine par un renflement marqué. Leur bord postérieur forme une crête saillante qui s'étend plus longuement sur le stylet interne que sur l'externe. Leurs articulations sont les mêmes que chez le Cheval avec cependant des proportions différentes entre les diverses facettes. Le métacarpien II touche le trapézoïde, le magnum et le canon ; le métacarpien IV s'articule seulement avec l'unciforme et le canon.

Le métacarpien III (V. 464, fig. 79) est remarquable par sa brièveté et par sa largeur. Il est même plus court que ne l'aurait fait prévoir la longueur de l'humérus ou du radius. Nous verrons que ce raccourcissement, qu'on aurait pu croire lié à l'habitat montagnard, se retrouve chez des *Amerhippus* de plaine. Il est accompagné d'une exagération de la largeur et de l'épaisseur relatives. La largeur de l'os est très variable, non seulement en valeur absolue, mais aussi dans son

rapport avec la longueur du même élément. W. Branco a déjà fait connaître de surprenantes variations [1883, pl. VIII, fig. 2-5]. Il faut noter d'ailleurs que cette variabilité affecte surtout la largeur de la diaphyse et de l'extrémité proximale, mais moins celle de l'articulation distale qui conserve une relation assez stricte avec la longueur de l'os. Il est probable que les fortes différences observées sont en relation avec le sexe, les pièces les plus trapues appartenant à des mâles et les plus grêles à des femelles ; mais il n'est pas possible d'établir une coupure nette entre les deux lots ; en d'autres termes, il est probable qu'il existait un chevauchement entre les marges de variation des deux sexes.

On constate par ailleurs que la largeur proximale est toujours forte par rapport à celle de l'extrémité distale. Ce caractère s'oppose à celui des vrais Chevaux où les deux dimensions sont presque égales. Il rappelle, au contraire, les proportions observées chez les Zébrins et indique que *E. (A.) Andium* était un animal à carpe fort et à doigts relativement petits.



FIG. 79. — Métacarpiens III droits d'Équidés. $\times 1/5$.

De gauche à droite : V. 464 : *Equus (Amerhippus) Andium* WAGNER-BRANCO, Puninien, Q. Colorado, Punin (Chimborazo) ; V. 37 : *Equus (Amerhippus) Santae-Elenae* (SPILLM.), Carolinien, La Carolina (Guayas) ; E. 746 : *Equus (Equus) caballus* L., domestique, Équateur.

L'articulation proximale est relativement plus profonde antéro-postérieurement que chez le Cheval ou les Zébrins. Les facettes ont à peu près la même disposition. Cependant l'articulation postérieure pour l'unciforme est fortement réduite et elle est très généralement séparée de l'antérieure par un sillon qui manque ordinairement chez le Cheval. Dans la partie postéro-interne, la petite facette articulaire qui, chez le Cheval, entre en contact avec le trapézoïde, n'existe à peu près jamais ; généralement, la facette d'articulation pour le magnum est directement contiguë à celle qui reçoit la tête du stylet interne ; plus rarement ces deux facettes sont séparées par un léger sillon ; ce n'est que très exceptionnellement qu'apparaît entre les deux une minuscule surface articulaire pour le trapézoïde, laquelle est toujours plus réduite que chez le Cheval. Une disposition comparable à celle d'*Amerhippus* s'observe chez les sous-genres *Pseudoquagga*, *Quagga* et *Hippotigris*.

La face postérieure montre un relief proximal moins large que chez le Cheval, ce qui laisse plus de place pour les stylets latéraux ; le logement de ceux-ci le long du corps de l'os est d'ailleurs plus large et mieux délimité ; entre les deux le canon est plus évidé. Vers l'extrémité distale, une saillie médiane prolonge la quille axiale de la surface articulaire et est bordée par deux dépressions marquées.

La surface articulaire distale est semblable à celle du Cheval, mais sa quille axiale est moins saillante vers l'avant. Immédiatement au-dessus, sur la face antérieure, se note une double fossette plus accusée que chez le Cheval, tandis que plus haut l'os est davantage bombé que chez celui-ci. Les tubercules latéro-distaux sont également réduits, ce qui distingue facilement l'os de celui des Hippidiformes.

Les dimensions des pièces adultes sont les suivantes :

Longueur totale.....	(34 ex.) 159	à 180,5 moy. 170,0
Largeur proximale.....	(33 ex.) 40	à 50 moy. 45,2
Largeur au milieu.....	(34 ex.) 26	à 36 moy. 31,3
Largeur sur les tubercules latéro-distaux.....	(31 ex.) 36,1	à 43,6 moy. 39,8
Largeur de l'articulation distale.....	(32 ex.) 36	à 43,2 moy. 40,0
Épaisseur proximale.....	(34 ex.) 28	à 35,3 moy. 31,9
Épaisseur au milieu.....	(32 ex.) 20	à 25 moy. 22,7
Épaisseur distale.....	(31 ex.) 26	à 33 moy. 29,3

En ce qui concerne ces moyennes, je répète que celles qui concernent la largeur proximale et celle de la diaphyse devraient être remplacées par deux chiffres, caractérisant respectivement les mâles et les femelles, s'il était possible de faire une coupure précise entre les os appartenant à l'un ou l'autre sexe.

LES PHALANGES. — Dans son consciencieux travail, W. Branco a renoncé à distinguer les phalanges antérieures et postérieures, en l'absence de caractères précis susceptibles de permettre la séparation. En fait, l'examen de lots importants rend relativement facile la distinction, en ce qui concerne la première phalange et la troisième. Le problème est plus délicat pour la seconde.

La phalange proximale antérieure (V. 2341, fig. 80 A) se distingue de la postérieure (V. 2343, fig. 80 B) par sa forme plus allongée, son extrémité proximale moins élargie et moins haute, ses flancs moins fortement concaves, ses tubercules latéro-distaux moins prolongés en direction proximale ; de plus les deux petites facettes qui, sur la face plantaire, prolongent la surface articulaire des condyles pour permettre le glissement du fibro-cartilage glénoïdien, forment un angle mieux marqué avec celle-ci et sont plus étendues médialement ; d'où il résulte que l'échancrure qui les sépare est beaucoup plus étroite ; enfin, sur la face proximale, la gorge médiane de l'articulation est échancrée sur son bord plantaire au lieu de former une saillie. Les dimensions de la phalange antérieure sont les suivantes :

Longueur totale....	(19 ex.) 62,7 à 72,4 moy. 67,6
Largeur proximale..	(17 ex.) 40,3 à 47,8 moy. 44,0
Largeur minima....	(19 ex.) 26,5 à 31,5 moy. 28,9
Largeur sur les tubercules latéro-distaux.....	(18 ex.) 33,7 à 39,3 moy. 36,8
Largeur de l'articulation distale....	(17 ex.) 33,5 à 38,5 moy. 35,8
Épaisseur proximale.	(18 ex.) 26,4 à 33,6 moy. 30,6
Épaisseur distale...	(18 ex.) 21,3 à 24,1 moy. 22,4

Il est intéressant de noter que 3 exemplaires de « *N. postremus* » d'Alangasi, observés dans la collection Spillmann, entrent parfaitement dans ces limites et encadrent les moyennes, avec des longueurs respectives de 65, 65,8 et 69,4.

La deuxième phalange antérieure (V. 2361, fig. 80 C) se distingue de la postérieure (V. 2405, fig. 80 D) par sa forme relativement plus courte et plus large, par son articulation distale moins

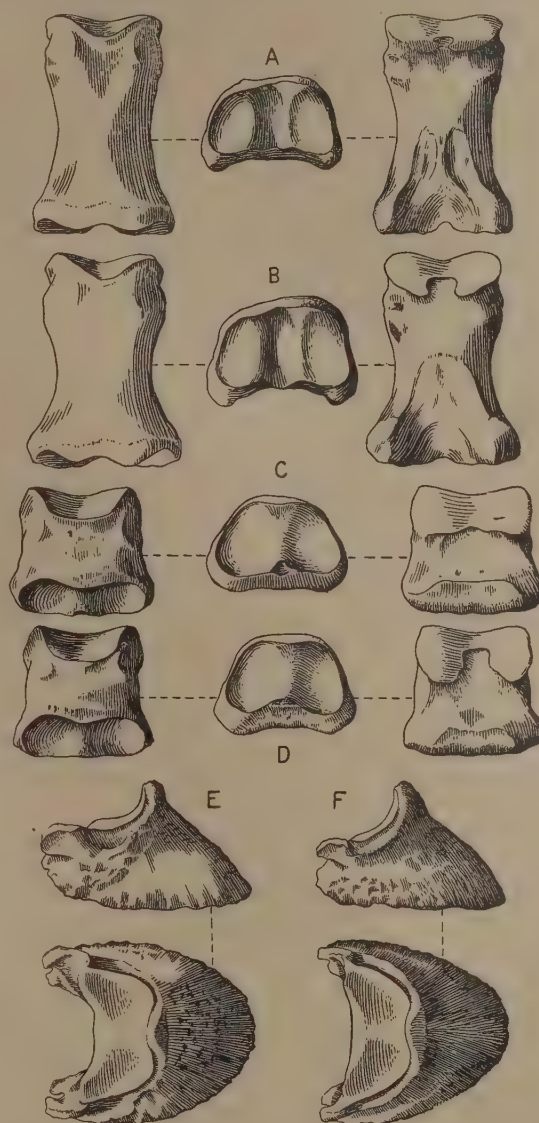


FIG. 80. — *Equus (Amerhippus) Andium* WAGNER-BRANCO. Phalanges proximales gauches. A : V. 2341, antérieure ; B : V. 2343, postérieure, Puninien, Q. Colorada, Punin (Chimborazo). — Seconde phalanges droites. C : V. 2361, antérieure ; D : V. 2405, postérieure, Puninien, Q. Colorada, Punin (Chimborazo). — Phalanges distales. E : V. 2369, antérieure, Puninien, Chalan, Punin ; F : V. 2287, postérieure, Puninien, El Colegio, Punin (Chimborazo). $\times 1/2$.

détachée du corps de l'os, par sa face proximale moins élevée et par une fossette plus profonde et plus étroite placée sous l'articulation proximale. L'échancrure qui affecte éventuellement la partie plantaire de l'articulation distale est très variable et ne paraît pas significative.

Dimensions (11 ex.) :

Longueur.	36,6 à 40,6 moy. 38,8
Largeur proximale.	41,4 à 46,8 moy. 43,4
Largeur maxima de l'articulation distale.	35,2 à 40,5 moy. 36,6

La phalange distale antérieure (V. 2369, fig. 80 E) se distingue de la postérieure (V. 2287, fig. 80 F) par son contour plus arrondi, par son profil antérieur moins busqué et terminé en haut par une saillie semi-lunaire moins élevée, par sa face articulaire moins étreinte vers le haut.

Ces pièces sont rarement intactes et permettent difficilement d'obtenir des mesures exactes. Un bon échantillon, qui paraît un peu supérieur à la moyenne, accuse les dimensions suivantes :

Longueur antéro-postérieure.	62
Largeur de la sole plantaire.	55
Hauteur verticale.	39 (varie de 33,5 à 40)
Longueur de la face frontale.	44 (varie de 40 à 47)

Comme on le voit par les dimensions et les figures, cette pièce est relativement petite, haute et étroite. Elle se distingue par là de celle du Cheval, qui est toujours très étalée. La morphologie de détail est d'ailleurs distincte. Les oreillettes postérieures sont très saillantes et très relevées. Au-dessous d'elles, le bord postérieur de la phalange est resserré, de sorte que les oreillettes le dépassent latéralement. La face plantaire est fortement concave ; son évidement postérieur est notablement étroit, et les bourrelets qui le bordent se terminent respectivement par un tubercule individualisé qui fait saillie en arrière, au-dessous et en dedans de l'oreillette latérale.

Cette phalange est très différente de celle de *Hippotigris*, où l'on observe une pièce extraordinairement petite par rapport à l'extension de sa surface articulaire, avec un profil antérieur très raide et une sole plantaire presque plane.

La phalange de *Dolichohippus* est plus semblable morphologiquement à celle de notre fossile, mais elle est beaucoup plus large, plus courte et plus basse.

Parmi les Zébrins, et d'une façon générale parmi les Équidés actuels, ce sont les sous-genres *Quagga* et plus encore *Pseudoquagga* qui se rapprochent le mieux de *Amerhippus* en ce qui concerne la pièce considérée. Mais celle de *E. (A.) Andium* est plus longue et son profil antérieur n'est pas déprimé.

Je connais également un certain nombre d'os sésamoïdes, proximaux et distaux, mais il est pratiquement impossible de distinguer les antérieurs des postérieurs, et d'ailleurs ces pièces n'offrent pas de particularités notables.

LE MEMBRE POSTÉRIEUR ET SA CEINTURE. — **LE BASSIN.** — Le bassin est représenté par une vingtaine de pièces incomplètes ou de fragments, et de plus par un échantillon pratiquement entier (V. 75, fig. 81), encore que la plupart des extrémités ne soient pas absolument intactes. C'est précisément ce fait qui empêche de donner des mesures satisfaisantes de la ceinture pelvienne.

On aura cependant une idée suffisante de la taille du bassin par les dimensions du meilleur exemplaire :

Longueur totale, depuis le <i>tuber coxae</i> antérieur jusqu'à la pointe externe de l'ischion.	400 a
Largeur maxima, entre les pointes extrêmes des ilions.	450 a

Largeur sur les bords des cavités cotyloïdes.....	236
Largeur sur la partie étreinte des ischions.....	110
Largeur sur les pointes des ischions.....	185
Diamètre maximum de la cavité cotyloïde.....	60
Diamètre maximum du trou obturateur.....	73
Diamètre minimum du trou obturateur.....	43,5

Les autres pièces permettent de déterminer la variabilité des 3 dernières dimensions :

Diamètre max. de la cavité cotyloïde.....	(16 ex.) 50 à 60 moy. 55,3
Diamètre max. du trou obturateur.....	(11 ex.) 63 à 73 moy. 66,7
Diamètre min. du trou obturateur.....	(10 ex.) 32 à 54 moy. 42,5

Il en résulte que l'échantillon complet se place parmi les plus grandes tailles atteintes par l'espèce. Il faut donc se garder de considérer ses dimensions comme une moyenne valable de *E. (A.) Andium*. Et, en effet, un demi-bassin presque complet (V. 2443), qui semble plus proche de cette moyenne, n'atteint qu'une longueur totale de 370 environ, assez inférieure au chiffre cité précédemment.

Dans son ensemble, le bassin de *E. (A.) Andium* présente une morphologie et des proportions comparables à celles du Cheval moderne, et ne demande donc pas une description détaillée. Une particularité signalée par W. Branco est la profondeur de la gouttière située sur la partie antérieure du pubis et qui va d'une cavité cotyloïde à l'autre. J'ai pu contrôler cette disposition (voir fig. 81 à gauche) sur tous les exemplaires observés et en noter le degré beaucoup plus faible chez le Cheval actuel. Il s'agit donc d'un caractère valable pour distinguer *Amerhippus* et *Equus s. s.*; mais je le retrouve également chez les *Pseudoquagga* qui, là encore, montrent

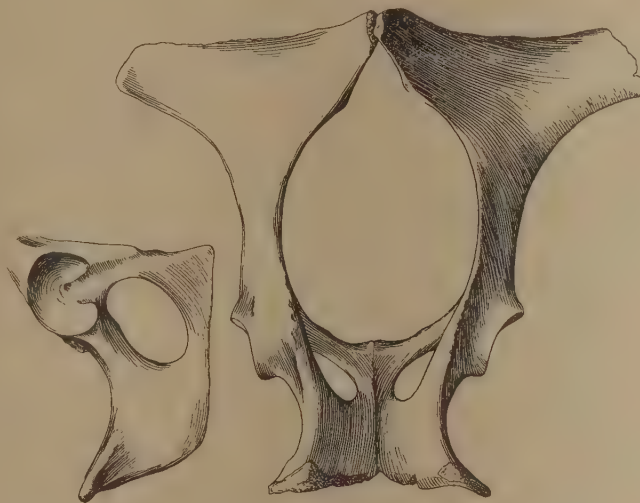


FIG. 81. — *Equus (Amerhippus) Andium* WAGNER-BRANCO. Bassin. EPN, V. 75.
A droite : face dorsale. A gauche : ischio-pubis, face latéro-inférieure. $\times 1/5$ env.,
Puninien, Q. Colorada, Punin (Chimborazo).

une analogie de plus avec les fossiles sud-américains. En ce qui concerne le trou obturateur, il semble en général plus ample que chez *E. caballus*; sa forme, toujours ovale, est cependant très variable; le rapport entre le plus grand diamètre et le plus petit va de 1,34 à 1,67 (9 ex.) avec une moyenne de 1,52. Il apparaît donc relativement allongé; en effet, les quelques mesures de W. Branco attribuent 1,36 comme valeur de cet indice chez l'Ane, le Mulet et le Poney de Shetland et 1,41 pour le Cheval de Pinzgau, ce dernier chiffre étant égal à celui que je trouve chez le Cheval équatorien de comparaison. On pourrait relever beaucoup d'autres détails, mais leur interprétation nécessiterait la connaissance des variations individuelles correspondantes chez les divers *Equus* actuels.

LE FÉMUR (fig. 82 B). — Le fémur est représenté par 18 exemplaires complets ou subcomplets et par de nombreux fragments, ce qui permet d'avoir une bonne idée de sa variabilité. Les dimensions sont les suivantes :

Longueur, sur le grand trochanter.	(14 ex.) 303 à 355 moy. 332,7
Longueur, sur la tête articulaire.	(18 ex.) 277 à 332 moy. 307,5
Largeur proximale.	(23 ex.) 95 à 122 moy. 107,8
Largeur distale.	(27 ex.) 75 à 92 moy. 84,4
Épaisseur distale (perpendiculaire au bord postérieur des condyles)	(12 ex.) 92 à 106 moy. 100,3

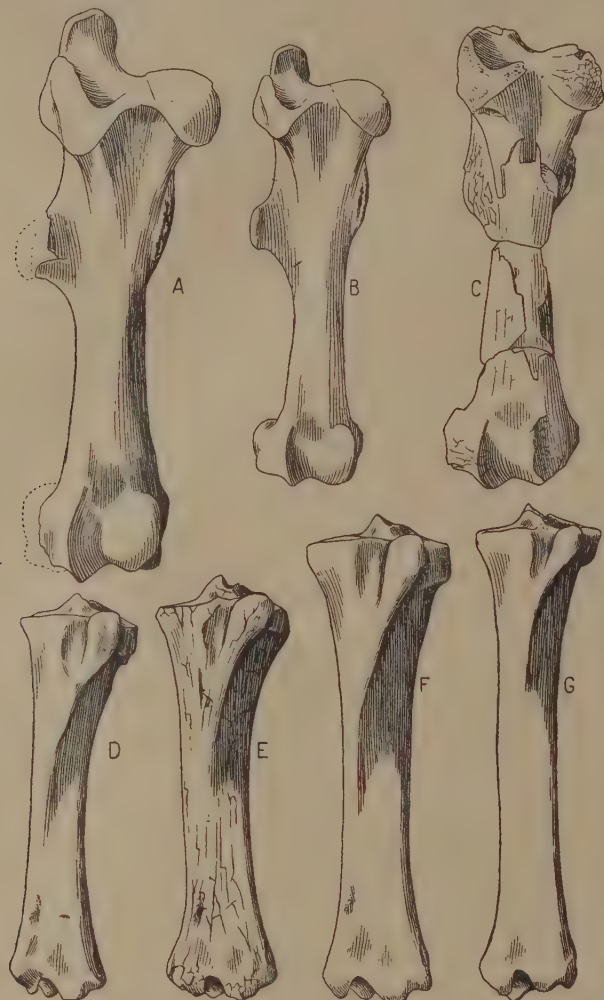


FIG. 82. — Fémurs droits d'*Amerhippus* et tibias gauches d'Équidés. $\times 1/5$.

A, F : *Eq. (Am.) Santae-Elenae* (SPILLM.) (A : V. 1, F : V. 3), Carolinien, La Carolina (Guayas). — B, D : *Eq. (Am.) Andium* WAGNER-BRANCO (B : V. 71, Q. Guanlur ; D : V. 2483, Q. Colorado) Puninien, Punin (Chimborazo). — C, E : *Eq. (Am.) Martinei* (SPILLM.) (C : V. 543, E : V. 544) Chichéen, Rio Chiche (Pichincha). — G : *Eq. caballus* L., domestique, E. 746, Équateur.

Ici encore, on note une surprenante variabilité dans la taille de cet élément.

Selon W. Branco, il n'y aurait pas de différence sensible entre la morphologie des fémurs de *E. (A.) Andium* et de *E. caballus*. Je ne suis pas entièrement de cet avis, bien que je reconnaisse que le style des deux os est très voisin. Cependant on notera d'abord, chez le fossile, que le grand trochanter est relativement moins élevé et au contraire nettement plus puissant, de telle sorte qu'il fait davantage saillie vers l'arrière : il en résulte que le profil postérieur de l'os, qui est pratiquement rectiligne chez le Cheval au-dessus des condyles, forme ici une saillie au niveau du trochanter ; d'autre part, la lèvre postérieure de la fosse trochantérienne étant déplacée vers l'arrière, cette cavité est plus largement ouverte. La tête articulaire présente une surface plus arrondie, moins étendue sur le col du fémur. Les deuxième et troisième trochanters sont puissants, avec comme conséquence le développement à leur niveau d'une surface postérieure subplane franchement plus large que chez le Cheval. Le trochanter mineur porte constamment à sa face antérieure deux crêtes rugueuses accusées. Le troisième trochanter occupe une position plus basse que chez *E. caballus* et il est fortement étendu latéralement. Le fût diaphysaire, qui est relativement étroit entre ces trochanters, s'élargit ensuite

progressivement vers le bas, de sorte que ses bords sont plus divergents que chez le Cheval.

L'extrémité distale n'offre pas de particularités notables. Dans l'ensemble cet os me paraît beaucoup plus comparable à celui des Zébrins qu'à celui du Cheval.

LA ROTULE. — La rotule est parfaitement conforme dans sa morphologie à celle du Cheval ou des Couaggas. Elle diffère notablement de celle de *Dolichohippus*. Cinq échantillons bien conservés donnent les dimensions suivantes :

Hauteur verticale.	56,5 à 61	moy. 58,4
Largeur.	56 à 61,5	moy. 58,5

LE TIBIA ET LE PÉRONÉ (fig. 82 D). — Le tibia, comparé à celui du Cheval, et plus encore à celui de l'Ane, est un os massif, à la fois par ses épiphyses et par sa diaphyse. Il est plus comparable par ses proportions à celui des Zébrins tout en se révélant encore plus lourd. Ses dimensions sont les suivantes :

Longueur totale.	(22 ex.) 272 à 337	moy. 302,7
Largeur proximale.	(18 ex.) 79,3 à 96	moy. 87,2
Largeur au milieu.	(36 ex.) 35 à 43	moy. 40,3
Largeur distale.	(36 ex.) 59,5 à 80,5	moy. 68,9

C'est donc encore un élément très variable, surtout dans le développement relatif de ses extrémités,

L'épiphyse proximale est puissante. La gorge d'insertion du ligament rotulien médian, placée sur la face interne de la grande tubérosité, est davantage prolongée que chez le Cheval. La crête tibiale est moins brève et se poursuit, comme chez les Zébrins, jusqu'au bord interne ; à partir de là, elle se prolonge encore sous forme d'un angle arrondi. La face postérieure est plus plane, mieux limitée. De ces deux caractères, il résulte que la diaphyse, dans son tiers distal, est non seulement plus large et plus épaisse que celle du Cheval, mais encore qu'elle se distingue par sa section qui a en gros la forme d'un triangle rectangle. Le foramen nourricier de la face postérieure est situé nettement plus haut. Sur la face antérieure, au cinquième inférieur du bord interne, existe constamment un tubercule, toujours effacé chez le Cheval, mais qu'on retrouve chez l'Ane et chez les Zébrins. L'extrémité distale se caractérise par un moindre développement de la pointe postérieure qui se loge dans la gorge de l'astragale ; cette pointe est un peu plus saillante chez les Faux Couaggas, les Couaggas et le Zèbre de Grévy, et beaucoup plus chez le Zèbre vrai et le Cheval.

Je ne connais pas la partie libre de la fibula. Mais, comme l'a noté W. Branco, sa partie malléolaire est un peu plus étendue vers le haut que chez le Cheval et, dans cette région, ses limites restent généralement mieux visibles.

LE TARSE. — En dehors de deux tarses complets, constitués par leurs 6 éléments en connexion, j'ai pu observer 36 astragales, 24 calcanéums, 3 cuboïdes, 8 naviculaires, 4 grands cunéiformes et 1 petit cunéiforme.

La morphologie de ces pièces n'a rien de très spécial, si l'on tient compte des variations individuelles. Seul le calcanéum se singularise par un aspect plus court et plus massif que celui du Cheval. Cependant, dans l'ensemble, on remarque que le tarse est plus important par rapport au volume du métatarse. Les mesures des deux éléments proximaux sont les suivantes :

Astragale : Longueur proximo-distale.	(36 ex.) 46,2 à 56,2	moy. 52,3
Largeur maxima.	(25 ex.) 50 à 59,5	moy. 55,8
Largeur de l'articulation naviculaire.	(30 ex.) 40 à 48	moy. 44,6
Calcaneum : Longueur proximo-distale.	(22 ex.) 86 à 107,8	moy. 94,0
Épaisseur (dorso-plantaire) sur le processus cochléaire. ...	(17 ex.) 41,7 à 54	moy. 46,2
Épaisseur (dorso-plantaire) minima du bras proximal. ...	(23 ex.) 37,3 à 46,5	moy. 41,1

Au sujet de ces limites de variations, on remarquera que W. Branco a signalé une astragale de 60 mm de longueur. Je n'en ai pas tenu compte car, dans la nombreuse série récoltée, tous les échantillons restent en deçà de cette dimension ; par contre celle-ci est pratiquement identique à celle du Cheval moderne équatorien ;

il ne serait pas impossible que la grande pièce rapportée de Punín par W. Reiss ait appartenu en réalité à un vrai Cheval. En ce qui concerne les calcaneums, le lot étudié forme une série assez continue dont les longueurs s'échelonnent de 86 à 99, les épaisseurs maxima de 41,7 à 48,5 et les épaisseurs du bras proximal de 37,3 à 43,5. Il s'y ajoute un exemplaire provenant de la quebrada Colorada (V. 2231, coll. C. Reyes), qui s'écarte fortement du lot avec les mesures respectives 107,8 54 et 46,5; mais, à part sa taille, il est parfaitement conforme aux autres pièces connues, et il est bien fossilisé, ce qui écarte l'hypothèse d'un vrai Cheval. Je crois qu'on peut le considérer comme une variation extrême de l'espèce étudiée; il n'est pas incompatible d'ailleurs avec les plus grands tibias connus (le rapport des longueurs serait 1 à 3,06 contre une moyenne observée de 1 à 3,22). Il n'est cependant pas exclu qu'il puisse se rapporter à *E. (A.) Martinei*, avec lequel il concorderait bien. De toute façon, son inclusion dans le lot nombreux étudié n'affecte guère les moyennes calculées; celles-ci se réduiraient respectivement à 93,4, 45 et 40,9 en négligeant la pièce exceptionnelle.

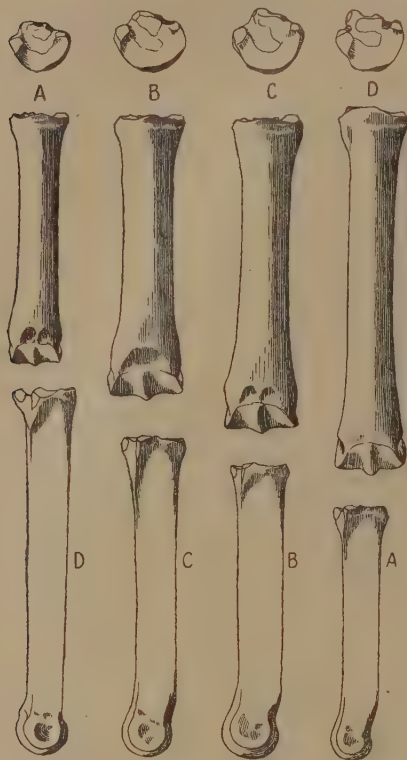


FIG. 83. — Métatarsiens IIII droits d'Équidés.
Faces proximale, antérieure et externe. $\times 1/5$.

A : V. 1496, *Equus (Amerhippus) Andium* WAGNER-BRANCO, Puninien, Q. Colorada, Punín (C. Imbo-razo). — B : V. 543, *Equus (Amerhippus) Martinei* (SPILLM.), lectotype, Chichéen, Rio Chiche (Pichincha). — C : V. 35, *Equus (Amerhippus) Santae-Elenae* (SPILLM.), Carolinien, La Carolina (Guayas). — D : E. 746, *Equus (Equus) caballus* L., domestique, Équateur.

LE MÉTATARSE. — Le métatarse comprend un canon et deux stylets latéraux. Ceux-ci sont relativement plus longs que chez le Cheval, et surtout plus forts. En particulier le métatarsien IV est très épais dans sa partie proximale et moyenne; ensuite son bord postérieur subit une inflexion brusque et l'os s'effile, mais se termine par un renflement marqué.

Le métatarsien central (V. 1496, fig. 83 A) présente une forme assez lourde, due à sa diaphyse large et épaisse. L'extrémité proximale montre un bec postérieur moins saillant que chez le Cheval. Les surfaces articulaires sont comparables. Cependant, celles qui reçoivent les stylets sont plus écartées et un peu différemment orientées; par exemple les facettes articulaires latérales (externe pour le Mt. IV, interne pour le Mt. II), sont plus verticales, pratiquement perpendiculaires aux faces d'articulation tarsiennes.

La face postérieure montre des logements pour les stylets plus marqués. Le corps de l'os est plus plat dans sa partie distale; près de l'articulation, il présente, comme le métacarpien, une crête mousse axiale bordée par deux fossettes.

La face antérieure, bien bombée, montre aussi une double fossette profonde au-dessus de la surface articulaire distale; ces fossettes sont pratiquement inexistantes chez le Cheval. A ce niveau, les tubercules latéraux sont plus saillants que chez le Cheval mais moins que chez les Hippidiformes; il en résulte cependant que chez *E. (A.) Andium* la largeur mesurée sur ces tubercules dépasse celle de l'articulation distale, ce qui n'est pas le cas de *E. caballus*; à cet égard les Zébrins occupent une position intermédiaire.

Enfin, un caractère important consiste en une flexion vers l'arrière de l'extrémité distale par rapport au corps de l'os, comme on peut l'observer sur la figure 83 A. Il s'ensuit que, vue de profil, la quille centrale reste en deçà de la ligne antérieure de la diaphyse. C'est là, semble-t-il, un caractère général chez *Amerhippus* et qui le distingue bien de *Equus s. s.* On le retrouve cependant chez les Zébrins, où il est assez accentué chez *Hippotigris*, tandis qu'il est à peine ébauché chez

: *Dolichohippus*, *Pseudoquagga* et *Quagga*. On en observe aussi une légère indication chez l'Hémione.

Les dimensions du canon postérieur sont les suivantes :

Longueur totale.....	(33 ex.)	176	à	206	moy.	191
Largeur proximale.....	(30 ex.)	39,6	à	50,5	moy.	45,5
Largeur au milieu.....	(29 ex.)	26	à	33,7	moy.	29,9
Largeur sur les tubercules latéro-distaux.....	(28 ex.)	37,2	à	46,1	moy.	42,1
Largeur de l'articulation distale.....	(28 ex.)	36	à	44	moy.	40,3
Épaisseur proximale.....	(26 ex.)	35	à	43	moy.	38,8
Épaisseur au milieu.....	(27 ex.)	23,7	à	32	moy.	27,6
Épaisseur distale.....	(26 ex.)	24	à	33	moy.	29,3

LES PHALANGES POSTÉRIEURES. — La phalange proximale (V. 2343, fig. 80 B) a une forme relativement courte, étranglée en son milieu et élargie assez brusquement à ses deux extrémités. Les tubercules latéro-distaux sont saillants et plus allongés que dans la phalange antérieure. L'extrémité proximale est épaisse ; la gorge de sa surface articulaire métatarsienne forme une sinuosité sur le bord plantaire. Les deux petites facettes qui prolongent les condyles distaux sur la face plantaire n'ont pas de frontière nette avec la surface articulaire ; elles sont peu étendues médialement et l'échancrure qui les sépare est très large. Quelques-uns de ces caractères peuvent s'observer sur la fig. 9, pl. IX de W. Branco [1883] et démontrent qu'il s'agit d'une phalange postérieure. Les dimensions observées sont les suivantes :

Longueur.....	(25 ex.)	59,6	à	74	moy.	66,5
Largeur proximale.....	(24 ex.)	38,8	à	47,8	moy.	44,0
Largeur minima.....	(26 ex.)	25,1	à	31,3	moy.	29,1
Largeur sur les tubercules latéro-distaux.....	(27 ex.)	31,6	à	40,6	moy.	37,3
Largeur de l'articulation distale.....	(26 ex.)	31,5	à	36,7	moy.	34,7
Épaisseur proximale.....	(22 ex.)	29,2	à	35,6	moy.	32,8
Épaisseur distale.....	(27 ex.)	19,7	à	24,3	moy.	22,5

La deuxième phalange postérieure (V. 2405, fig. 80 D) est relativement un peu plus longue et plus étroite que l'antérieure. Son articulation distale est mieux détachée latéralement du corps de l'os. Son articulation proximale est un peu plus haute et moins élargie ; la petite fossette qui sépare en bas ses deux cuvettes est à peine marquée ; elle est basse et allongée transversalement. Le bord postéro-plantaire est un peu plus concave. Ces différences ne sont pas toujours faciles à saisir, de sorte que, dans la séparation des phalanges moyennes, il reste quelques cas douteux. Les dimensions sont les suivantes, sur 10 exemplaires :

Longueur.....	36,5	à	41	moy.	38,3
Largeur proximale.....	39	à	42,5	moy.	40,8
Largeur maxima de l'articulation distale.....	34	à	38	moy.	35,7

La phalange distale postérieure (V. 2287, fig. 80 F) se distingue aisément de l'antérieure. Elle est plus étreécie en avant, moins en arrière, tout en restant étroite. Son profil antérieur est plus busqué et se termine en haut par un ergot plus élevé. Sa surface articulaire est plus rapidement étreécie vers le haut. Sauf le contour assez différent, la sole plantaire montre des caractères voisins de ceux qui ont été relevés dans la pièce antérieure, avec une concavité plus forte encore. La fig. 12-13, pl. XII de W. Branco [1883] représente une phalange postérieure dont la partie terminale est brisée, ce qui accentue sa brièveté. Il est en effet exceptionnel de trouver des pièces

absolument intactes. Le meilleur exemplaire que j'aie pu examiner, un peu plus fort que la moyenne, répond aux dimensions suivantes :

Longueur antéro-postérieure.....	58,6
Largeur maxima.....	51
Hauteur verticale.....	39 (varie de 33 à 40,5)
Longueur de la face frontale.....	46 (varie de 39 à 47).

Nous retrouvons donc, comme dans la patte antérieure, une pièce de petite taille, relativement longue, haute et étroite. Elle se distingue bien de celle du Cheval et du Zèbre vrai. Elle s'approche surtout par sa morphologie de celle des Couaggas et des Faux Couaggas, mais avec un développement antéro-postérieur plus grand.

PROPORTIONS DU SQUELETTE DES MEMBRES. — Dans sa monographie, W. Branco [1883, p. 74 et suiv.] a fait une comparaison entre les longueurs relatives des différents éléments squelettiques chez plusieurs *Equus* actuels. Il n'a pu placer dans son tableau les chiffres correspondants à *E. Andium* dont il n'avait pas de squelette complet. De mon côté, je ne dispose pas davantage d'individus entiers. Mais l'importance des séries constituées permet d'aboutir à des moyennes concordantes. On peut contrôler par exemple dans les chiffres précédents la presque identité des dimensions moyennes calculées indépendamment pour des surfaces articulaires correspondantes : largeur des condyles occipitaux et cuvette antérieure de l'atlas ; articulations postérieure de l'atlas et antérieure de l'axis ; articulations distale de l'humérus et proximale du radius ; etc... Il en résulte que les autres moyennes obtenues ont toutes chances d'être également concordantes, avec une très bonne approximation. En conséquence, le rapport calculé entre deux de ces moyennes équivaut à la moyenne des rapports individuels entre les deux dimensions correspondantes. De sorte que la comparaison de ces moyennes est au total plus significative que celle qui serait faite entre les mesures d'un seul individu complet, celui-ci pouvant s'écarter notablement des proportions moyennes de l'espèce.

W. Branco, pour faire ses comparaisons, a donné au métacarpien central une longueur conventionnelle de 100. On trouvera ci-après son tableau que j'ai complété avec des données personnelles sur des Zébrins actuels et sur les *Amerhippus* équatoriens. Parmi ces derniers, les chiffres concernant l'espèce *Andium* sont très satisfaisants, car ils sont basés sur de nombreux individus ; ceux de l'espèce *Martinei* sont également acceptables puisqu'ils concernent un même exemplaire, qui est le type ; les données relatives à *Santae-Elenae* sont les plus discutables, parce que basées sur des pièces indépendantes peu nombreuses, mais l'inconvénient est diminué du fait qu'il s'agit d'une espèce peu variable. Dans le tableau XII, qui présente ces éléments de comparaison, les mesures absolues sont indiquées en chiffres ordinaires et les valeurs relatives sont en italique.

Ce tableau suffit à démontrer que les trois fossiles équatoriens forment un groupe homogène, et que ce groupe se distingue des divers sous-genres modernes. On note en effet, chez les *Amerhippus*, que le radius est assez long (par rapport au métacarpe), mais concorde avec celui des Zèbres vrais, des Anes et même des Chevaux de type lourd ; le métatarse est plutôt court mais s'accorde avec celui des Zèbres vrais ; par contre les indices du fémur, du tibia, de l'humérus et de l'omoplate sont extraordinairement élevés et surpassent tous ceux des autres sections. Présentées sous cette forme, les caractéristiques des animaux comparés ne s'interprètent pas immédiatement. On est même conduit, par l'usage de ces indices, à donner aux pièces comparées des qualificatifs qui s'opposent à leurs proportions réelles : on dira par exemple que le tibia de *E. Andium* est très long (indice 178) et que celui de l'Ane est court (indice 158-159) ! Cela tient

TABLEAU XII

Proportion des os des membres de différents *Equus*
sur la base de la longueur du métacarpien
d'après W. Branco (W. B.) et R. Hoffstetter (R. H.).

	Méta- carpe	Radius	Humérus ¹	Omo- plate	Méta- tarse	Tibia	Fémur ¹
<i>E. (Equus) caballus</i>							
Poulain de 2 mois (W. B.)	220 100	228 104	176 80	170 77	260 118	230 105	222 101
Poulain de 6 mois (W. B.)	220 100	253 115	198 90	210 95	265 120	255 116	260 118
Poney de Shetland (W. B.)	195 100	294 151	230 118	305 156	230 118	295 151	310 159
Équateur (R. H.)	237 100	346 146	282 119	343 144	275 116	369 155	367 155
Pinzgau (W. B.)	240 100	370 154	296 123	365 152	280 117	365 152	395 165
Pinzgau (W. B.)	260 100	390 150	323 124	390 150	303 117	400 154	405 156
Pinzgau (W. B.)	267 100	390 ² 150 ²	325 122	450 169	305 114	390 146	430 161
<i>E. (Asinus) asinus</i> (W. B.)	157 100	246 157	190 121	226 144	190 121	249 159	238 152
— — (W. B.)	166 100	255 154	190 114	233 140	200 120	263 153	253 152
— — (W. B.)	170 100	262 154	198 117		203 119	270 159	258 152
<i>E. (Hippotigris) Hartmanae</i> (R. H.)	210 100	323 154	262 125	318 151	236 112	353 164	346 165
— — (R. H.)	213 100	314 148	258 117	319 150	242 114	338 159	339 159
— — (R. H.)	214 100	326 152	275 128	330 154	241 112	361 169	363 170
<i>E. (Dolichohippus) Grevyi</i> (R. H.)	235 100	334 142	272 116	343 146	270 115	355 151	357 152
<i>E. (Quagga) Burchelli</i> (R. H.)	212 100	302 142	244 115	277 131	240 113	324 152	326 153
<i>E. — Chapmani</i> (R. H.)	212 100	298 140	250 117	297 140	244 115	325 153	333 156
<i>E. — —</i> (R. H.)	219 100	303 138	252 115	300 137	249 113	331 151	342 156
<i>E. (Pseudoquagga) Granti</i> (R. H.)	196 100	277 141	233 118	274 139	224 114	314 160	309 157
<i>E. (Amerhippus) Andium</i> (R. H.) (moy.)	170 100	263 155	234 137	300? 176?	191 112	303 178	307 181
<i>E. (A.) Santae-Elenae</i> (R. H.) (moy.)	210 100	323a 153a	280 133		238 113	356 169	382 181
<i>E. (A.) Martinei</i> (R. H.)	192? 100		254? 133?		216 113	329 172	334 174

au choix de la pièce de référence, le métacarpien, qui ne semble pas très heureux. W. Branco l'a utilisé parce qu'il s'agit de l'os dont la longueur varie le moins, depuis la naissance jusqu'à l'âge adulte. Cette particularité en fait, effectivement, un excellent étalon pour étudier les variations des différents segments osseux au cours de la croissance, dans un même individu ou dans une même race. Mais ici, le problème est autre : il s'agit de comparer les adultes d'espèces différentes. Dans ce cas, on constate que ce sont précisément les métapodes qui varient le plus d'une espèce à l'autre. Il convient donc de choisir un autre élément de référence. Or, on constatera aisément que ce sont les segments proximaux qui sont les moins variables — j'entends par là ceux qui restent le plus directement en rapport avec la masse du corps ou de la tête. On est donc conduit à adopter comme référence la longueur de l'humérus ou celle du fémur ; je choisirai la dernière, et plus précisément la longueur du fémur mesurée depuis la tête articulaire. Le tableau XIII donne, pour les exemplaires adultes considérés précédemment, les indices correspondants. (Voir p. 282.)

On voit immédiatement que, dans tous les animaux comparés, les éléments proximaux, fémur, tibia, humérus et omoplate, conservent approximativement les mêmes proportions, confirmant ce que nous avons dit plus haut. Les seuls segments qui présentent d'un groupe à l'autre des variations significatives sont le radius et les métapodes. A cet égard, les deux extrêmes

1. Longueur mesurée depuis la tête articulaire.

2. Il apparaît un léger désaccord entre ces deux chiffres donnés par W. Branco, sans que je puisse décider si l'erreur concerne la mesure absolue ou l'indice.

correspondent à *Asinus* d'une part, caractérisé par une élongation des membres, et à *Amerhippus* d'autre part, où s'observe un raccourcissement extraordinaire des extrémités. On notera que les trois fossiles équatoriens sont remarquablement concordants entre eux, ce qui ne peut être une simple coïncidence : il faut en conclure que les chiffres donnés pour *E. Santae-Elenae*, malgré les réserves formulées plus haut, ont une signification satisfaisante. Chez ces fossiles, le raccourcissement du radius est notable puisque son indice correspond à 85-86 contre 89-103 chez les Équidés actuels. Celui des métapodes est non moins remarquable : 62-65 contre 66-80 pour le canon postérieur, et 55-57 contre 59-66 pour l'antérieur. Encore la différence serait-elle plus tranchée si l'on considérait seulement l'espèce étudiée ici, *E. (A.) Andium*, qui correspond aux chiffres les plus bas.

TABLEAU XIII

Longueurs des os des membres de différents *Equus*
sur la base de la longueur du fémur.

	Fémur	Tibia	Méta- tarse	Omo- plate	Humérus	Radius	Méta- carpe
Chevaux.	100	91-100	71-75	92-105	74-79	91-96	61-65
Anes.	100	104	78-80	92-95	75-80	101-103	65-66
Zèbre de Hartman.	100	92-102	66-71	91-94	76	90-93	59-63
Zèbre de Grévy.	100	99	76	96	76	93	66
Couaggas.	100	97-99	73-74	87-89	74-75	89-93	64-65
Faux Couagga.	100	102	72	89	75	90	63
<i>E. (Amerhippus) Andium</i> (moy.).	100	98	62	97?	76	86	55
<i>E. (A.) Santae-Elenae</i> (moy.).	100	93	62		73	85	55
<i>E. (A.) Martinei</i>	100	100	65				57?

Ce sont là des caractères très marqués, qui devaient donner aux Chevaux sud-américains une allure tout à fait particulière, avec des pattes très courtes. Parmi les types actuels, le seul qui puisse en donner quelque idée est le Zèbre vrai : ses métapodes sont nettement plus courts que ceux des autres groupes, mais restent encore très au-dessus de ceux des *Amerhippus*.

On peut préciser davantage les proportions de chacun des os des membres, en utilisant le même procédé. Dans le tableau XIV, p. 284-285, j'ai figuré, par leur « indice-fémur », les principales dimensions des diverses pièces squelettiques de 2 Chevaux actuels, 3 Zèbres de Hartman, 1 Zèbre de Grévy, 1 Faux Couagga, 3 Couaggas et celles des 3 *Amerhippus* équatoriens.

Je ne commenterai ici que les caractéristiques de l'espèce *E. (A.) Andium*, réservant la considération des deux autres fossiles équatoriens pour leur paragraphe respectif. En ce qui concerne la petite forme andine, il y a intérêt à comparer ses indices (col. A1) à ceux du Pseudo-Couagga de Grant (col. P) et du Poney de Shetland (col. E2). Chez les trois animaux les dimensions fondamentales, longueurs du fémur, de l'humérus et de la tête, sont pratiquement identiques en valeur absolue¹. De sorte que les différences constatées dans les indices ne peuvent être imputées à une allométrie due à des différences de taille.

L'humérus a une longueur relative pratiquement constante dans les divers Équidés comparés, et à cet égard le fossile équatorien ne fait pas exception. Toutefois, chez celui-ci, la largeur des épiphyses est manifestement forte et ne peut se comparer qu'aux chiffres observés chez le Zèbre de Grévy. L'épaisseur distale est

1. Je répète que cette observation vaut pour l'exemplaire de Poney de Shetland étudié par Branco, mais non pour ceux que j'ai pu examiner, lesquels sont considérablement plus petits.

au contraire plutôt faible, surtout si on la compare à la largeur distale, qui la surpasse de 3 %. Cette caractéristique traduit la disposition particulière de l'épitrôchlée, qui se rabat sur la cavité olécranienne.

Le radius démontre un raccourcissement notable par rapport aux Équidés de l'Ancien Monde ; sa diminution peut s'estimer à 10 % par rapport aux Chevaux et au Zèbre de Grévy ; à plus de 5 % par rapport aux Pseudo-Couaggas et Couaggas ; le chiffre le plus faible constaté chez un individu de *Q. Chapmani* dépasse encore de 4 % la moyenne obtenue chez *A. Andium*. Malgré sa longueur moindre cet os dépasse, par les indices de ses dimensions transversales, les chiffres de toutes les autres formes de comparaison, y compris *Pseudoquagga* dont la diaphyse est cependant très large. Cette double différence, raccourcissement et élargissement simultanés, explique l'aspect remarquablement massif du radius fossile. On pourrait chiffrer cette caractéristique de façon plus évidente en comparant directement les largeurs et la longueur de cet élément.

Le canon antérieur est encore plus réduit en longueur. Il représente un raccourcissement de 16 % par rapport au Zèbre de Grévy, de 14 % par rapport aux Chevaux, aux Faux Couaggas et aux Couaggas, et de 9 % en moyenne par rapport aux Zèbres vrais. Parmi ces derniers, un individu particulièrement bas sur pattes (col. H 3) dépasse encore de 7 % l'indice moyen de *E. (A.) Andium*. Par contre, cette diminution n'affecte en rien les dimensions transversales et dorso-plantaires, lesquelles restent parfaitement comparables à celles des autres formes. Il s'ensuit que le canon du fossile se singularise par des proportions très lourdes. On remarquera même que son épaisseur proximale dépasse tous les autres chiffres homologues, ce qui confirme l'observation déjà faite dans la description morphologique. Par ailleurs il est intéressant de souligner que la largeur distale est nettement inférieure à la largeur proximale ; en cela le fossile s'éloigne des Chevaux et se rapproche des Zébrins ; cette particularité traduit la coexistence d'un carpe plutôt fort et d'un doigt plutôt léger.

La 1^{re} phalange antérieure est assez courte, plus que chez toutes les formes de comparaison, où le Zèbre de Grévy possède la pièce la plus longue. Ses dimensions transversales sont plus faibles que chez les Chevaux, inais comparables à celles des Zébrins ; on notera cependant que sa largeur au milieu dépasse celle de ces derniers, ce qui, joint au raccourcissement général, donne à la pièce fossile un aspect trapu.

La 2^e phalange est plus longue, et en même temps plus étroite, que chez les Chevaux ; de sorte que sa longueur est un peu supérieure à sa largeur distale. Elle est beaucoup plus comparable à celle des Zébrins.

Les chiffres donnés pour la 3^e phalange de *E. (A.) Andium* sont probablement un peu exagérés ; en effet, la série connue est insuffisante pour établir des moyennes et j'ai utilisé les dimensions de la seule pièce intacte, qui paraît appartenir à un individu un peu fort. De toute façon, les valeurs relatives sont significatives. Elles indiquent que, à longueur égale de la sole plantaire, la phalange du fossile était plus haute et beaucoup plus étroite que chez le Cheval ; la connaissance d'une moyenne précise nous indiquerait probablement qu'en outre cette phalange était plus petite chez *E. Andium*. Chez les Zèbres vrais, la même pièce est toujours extrêmement réduite, plus que chez aucun autre Zébrin, et elle se singularise en outre par des détails morphologiques déjà signalés. La phalange du fossile est beaucoup plus comparable à celle de *Dolichohippus*, de *Quagga* et de *Pseudoquagga*, mais nous voyons que, dans ces divers sous-genres, la largeur de la sole plantaire surpasse la longueur, tandis que le rapport inverse s'observe chez *Amerhippus*.

Le fémur, dont la longueur est prise pour étalon, ne peut être comparé que dans ses proportions propres. On notera simplement que sa longueur totale est plus faible et sa largeur proximale plus forte que chez les divers Équidés actuels considérés. Ces différences sont en rapport avec la forme particulière du grand trochanter qui est relativement bas, large et épais.

La rotule est très comparable à celle des Couaggas et Pseudo-Couaggas ; elle apparaît plus forte que chez le Cheval et plus faible que chez le Zèbre de Grévy.

Le tibia n'offre pas de particularité saillante, au moins dans les dimensions considérées. Seule la largeur distale paraît un peu plus forte que dans les espèces actuelles.

Le tarse a un développement très comparable dans les diverses formes comparées. On notera cependant que le calcanéum du fossile se place dans les plus faibles longueurs et les plus fortes épaisseurs.

Le canon postérieur est l'os qui traduit le raccourcissement le plus notable ; 17 % par rapport aux Chevaux et au Zèbre de Grévy, 15 % par rapport aux Pseudo-Couaggas et Couaggas, 9 % en moyenne par rapport aux Zèbres de Hartmann. Parmi ces derniers, l'individu le plus proche du fossile quant à ce caractère, dépasse encore de 6 % la moyenne de *E. (A.) Andium*. Cette diminution importante affecte naturellement le rapport métatarsien-métacarpien (Voir tableau VI) qui n'atteint que 1,12 en moyenne chez le fossile andin ; on trouve des chiffres comparables seulement chez les Zèbres vrais actuels (1,12-1,14) ; les valeurs sont un peu plus fortes chez les Pseudo-Couaggas et Couaggas (1,13-1,15), le Zèbre de Grévy (1,15) et les Chevaux (1,14-1,18) ; elles sont particulièrement élevées chez les Anes (1,19-1,21).

De même que le métacarpien, le métatarsien a conservé, malgré son raccourcissement, un développement

TABLEAU XIV

Valeurs relatives des dimensions des os des membres chez divers *Equus s. l.*

	<i>Equus s. s.</i>		<i>Hippotigris</i>			<i>Dolichohippus</i>	<i>Quagga</i>			<i>Pseudoquagga</i>	<i>Amerhippus</i>		
	E1 Cheval domestique ♂ Equateur, EPN, E. 746	E2 Poney de Shetland ♂ d'ap. Branco	H1 E. Hartmannae ♀ MPA, 1932-364	H2 E. Hartmannae ♀ MPA, 1936-325	H3 E. Hartmannae ♂ MPA, 1933-562	D E. Grevyi ♂ MPA, 1931-392	Q1 E. Burchelli ♂ MPA, 1894-570	Q2 E. Chapmani ♂ MPA, 1906-68	Q3 E. Chapmani ♀ MPA, 1911-109	P E. Granti ♂ MPA, 1909-69	A1 E. Andium moyennes	A2 E. Sante-Elenae moyennes	A3 E. Martini EPN, V. 543.
Longueur absolue du fémur, depuis la tête articulaire : cette dimension est supportée égale à 100 dans les indices suivants.....	365	310	339	346	363	357	326	333	342	309	307,5	382	334
INDICES :													
<i>Humérus</i> : Longueur sur tête articulaire.....													
Longueur proximale.....	77,2	74	76,1	75,7	75,7	76,2	74,8	74,8	73,6	75,4	76,1	73,3	76,3
Longueur distale.....	26,8	27,5	26,7	24,2	25,6	28,8	25,3	26,4	27	28,9	28,6	27,7	30,5
Épaisseur totale.....	20,3	22	22,2	20,9	21	22,5	20,7	21,3	21,7	22	22,5	21,6	24,5
<i>Radius</i> : Longueur.....	22,1	23,2	21,6	20,7	21	22,7	22	22,1	21,7	21,7	21,8	21	22,2
Longueur prox. max.....	94,8	95	92,6	93,3	89,8	93,5	92,6	89,5	88,6	89,8	85,6	85a	
Longueur art. prox.....	22,9	24,8	24,4	23	23,3	24,5	23,2	23,5	24,4	24,1	25,1	24,1	
Longueur au milieu.....	20,2	22	21,4	20	20,8	22	20,2	21	21	21	22,8	21,4	
Longueur dist. max.....	11	11,7	12	11,5	12,1	11,7	11,5	11,2	11,7	13,1	13,7	12,7	
Longueur art. dist.....	21,2	21,6	21,5	21,2	21,4	21,4	21	21,3	21,3	21,7	22,4		
<i>Métacarpien III</i> :	17,5	18,7	17,9	17,5	17,6	18	16,9	18	17,3	18,2	19		
Longueur.....	64,9	63	62,8	60,7	58,9	65,8	65,1	63,7	64	63,5	55,2	55,1	57,2
Longueur prox. max.....	14,3	13,8	14,8	14,1	13,9	15,2	15,2	15,1	14,2	14,7	14,7	14,4	
Longueur au milieu.....	9,9	10,3	8,9	9	9,1	9,2	8,6	9,2	9,3	10	10,2	9,9	12
Longueur sur tuber. lat.-dist.....	13,3	13,7	13,7	11,9	12,6	13,7	13,2	10,3	13,5	13,8	12,9	12,3	14,2
Longueur art. distale.....	13,7	13,8	13	12,1	12,3	13,2	13,3	10,7	13,2	13,2	13	12,6	
Épaisseur proxim.....	9	10	9,1	9,1	9,7	10	9,9	10,3	9,3	10	10,3	10,2	
Épaisseur au milieu.....	7,2	6,9	6,9	6,9	6,9	7,6	6,7	7,4	7,2	7,4	7,3	7,5	8,4
Épaisseur distale.....	10,1	10,1	10,1	9,2	9,4	9,8	9,4	10	9,4	9,7	9,5	9,7	10,7
<i>1^{re} phalange ant.</i> :													
Longueur.....	23,8	23,9	24,2	23,1	23	24,7	25,2	25	24	24,1	22	21,8	23,2
Longueur proximale.....	15,1	15,5	16,2	13	14	15,2	14,3	15,2	14,6	15,8	14,3	13,8	15,4
Longueur minima.....	9,6	8,8	8,8	9,1	8,9	9,6	9,5	9,5	9,5	9,5	9,5	9,5	

<i>3^e phalange ant. :</i>									
Longueur (ant.-post.).....	20	16,4	13,2	13,8	16,8	17,5	14,8	15,1	19,9
Hauteur verticale.....	11,5	10	8,6	9,2	10,1	11,3	9,9	11,6	12,9
Largeur maxima.....	22,2	15,8	14,7	15,2	18,9	18,9	16,8	17,9	17,4
<i>Fémur : Longueur sur gr. trochanter.....</i>									
Longueur sur tête art.....	110,4	110,3	111,3	110,5	109,2	111,5	111,7	108,2	109,4
Longueur proximale.....	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Longueur distale.....	32,7	33,6	32,1	33	34,4	34	34,6	35,1	36,1
Longueur verticale.....	24,7	26	25,1	24,5	27,4	25,7	26,2	27,4	27
<i>Rotule : Longueur verticale.....</i>									
Longueur.....	17,5	19	17,6	18,2	19,6	19,5	19,4	19,3	19
Longueur proximale.....	17,1	18,8	17,4	17,7	19,9	18,7	19	19,1	19
Longueur distale.....	101	99,7	102	99,4	99,4	99,3	96,7	98,4	93
Longueur proximale.....	26	27,8	25,9	25,4	28,5	26,7	28,1	27,5	27,1
Longueur distale.....	11,5	12	12,6	12	12,8	11,7	12,6	12,8	12,5
<i>Calcaneum : Longueur.....</i>									
Épaisseur max. dorso-plan-taire.....	31,1	31,5	30,9	30,6	31,7	32,2	31,4	32	28,4
<i>Épaisseur max. dorso-plan-taire.....</i>									
Épais. dorso-plan. du bras prox.....	14,2	14,2	13,4	13,1	14,1	13,3	13,9	15,6	13,8
<i>Astragale : Longueur.....</i>									
Longueur.....	11,7	12,6	12,7	12,2	12,5	12,3	12,3	12	12
Longueur proximale.....	16,5	17,1	16,3	16,4	17,6	17	17,9	17,6	17,2
Longueur maxima.....	17,4	17,5	17,2	17,2	17,2	18	18,6	18,1	17,7
Longueur art. navic.....	14,1	14,3	13,7	13,9	14,5	14,4	14,3	14,6	14,1
<i>Métatarsien III :</i>									
Longueur.....	75,3	71,3	68,2	66,3	75,6	73,7	72,9	72,5	62,4
Longueur proximale.....	14,4	15,7	13,4	13,2	14,1	15	15,9	14,5	14,4
Longueur au milieu.....	9	8,8	9,4	8,8	9,1	9	9,6	10,1	9,6
Longueur sur tuber. lat.-dist.....	13,1	13,3	12,5	12,3	13,5	13,3	13,6	13,4	13,8
Longueur art. dist.....	13,7	12,6	12,6	12,1	13	12,9	13,2	13,1	13
Épaisseur proxim.....	13	12,7	11,9	11,9	12,6	12,1	11,7	12,6	11,7
Épaisseur au milieu.....	8,1	8	8	8,1	8,9	8,2	8,3	9	8,4
Épaisseur distale.....	10,3	10,4	9,5	9,6	10,4	10	9,7	10,3	9,9
<i>1^{re} phalange post. :</i>									
Longueur.....	22,2	22,3	21,7	22,3	23,4	23,2	22,4	21,6	21,1
Longueur proximale.....	15,2	15,3	14	13,7	15,3	15	15,2	14,3	13,5
Longueur minima.....	9,2	9	9,3	8,8	8,2	8,7	9,5	9,5	8,9
Longueur tuber. lat.-dist.....	12,2	12,1	11,5	11,6	12	12,4	12,7	12,1	11,3
Longueur max. art. distale.....	11,7	11,7	11,2	10,8	10,5	11,2	11,2	11,2	10,8
Épaisseur proxim.....	10,2	10,7	10,4	9,8	10,4	10,6	10,7	10,6	10,1
Épaisseur distale.....	7	7,3	6,6	6,7	6,6	6,8	6,5	7,3	7,1
<i>2^e phalange post. :</i>									
Longueur.....	12,6	13,7	12,5	12,8	13,2	13,3	12,5	12,4	12,6
Longueur proximale.....	14,6	14,1	12,7	12,8	14,4	14,7	14,1	13,2	13,2
Longueur art. dist.....	13	11,6	10,5	10,7	11,2	12,7	11,6	11,6	10,9
<i>3^e phalange post.</i>									
Longueur ant. post.....	19,2	14,9	12,3	12,6	15,4	16,5	15	19,5	18,5
Hauteur verticale.....	11,1	10	9,4	9,5	10,1	11,3	10,5	12,6	12,5
Longueur maxima.....	21,3	15,5	14,3	14,3	18,5	18,6	17,4	16,5	17,5

transversal et dorso-plantaire comparable à celui des Équidés actuels, et par conséquent considérable par rapport à sa longueur. On notera même que la largeur sur les tubercules latéro-distaux dépasse tous les chiffres relevés sur les espèces actuelles, et indique un élargissement à ce niveau, lequel n'est pas sans rappeler — bien que d'assez loin — le caractère classique des Hippidiformes. Par ailleurs on remarquera que l'articulation distale, aussi bien en largeur qu'en épaisseur, est plus réduite que chez le Cheval, en corrélation avec la taille plus faible des éléments du doigt.

La 1^{re} phalange postérieure est courte, mais la différence avec les espèces actuelles n'est pas aussi tranchée que pour l'antérieure. Ceci traduit un rapport différent entre les pièces du pied et de la main. En effet, chez *E. (A.) Andium*, la phalange postérieure est à peine plus courte que l'antérieure. Elle représente en moyenne 98 % de celle-ci, contre 92 à 97 % chez les divers Équidés actuels observés. Les dimensions transversales de cette première phalange postérieure sont dans l'ensemble comparables à celles des Zébrins, mais indiquent un étranglement moins accusé au milieu.

La 2^e phalange du pied se distingue de celle du Cheval par une largeur moindre. Elle concorde davantage avec la pièce homologue des Zébrins.

On peut répéter, à propos de la phalange terminale postérieure, ce qui a été dit de l'antérieure. La pièce, qui s'éloigne morphologiquement de celle des Chevaux et des Zèbres vrais, rappelle plutôt celle des Couaggas, mais elle s'en distingue par son étranglement, la largeur maxima restant toujours inférieure à la longueur. Il faut en conclure que *E. (A.) Andium* possédait un sabot étroit et élevé. La taille moyenne de celui-ci ne peut pas être estimée avec précision ; elle devait être comparable à celle des Couaggas, c'est-à-dire plus faible que chez les Chevaux et plus forte que chez les Zèbres vrais.

Ce rapide aperçu montre suffisamment qu'en dehors des différences morphologiques signalées plus haut, et sur lesquelles a été établie la coupure subgénérique, le petit Cheval andin se singularisait par des proportions absolument inusitées. C'était un animal d'aspect lourd et de pattes courtes, la brièveté étant particulièrement accusée pour le radius et les métapodes, surtout le postérieur. Eh dysharmonie avec ses membres courts et forts, il avait des doigts plutôt petits, terminés par des sabots hauts et étroits, même aux pattes antérieures.

On serait tenté de considérer cette réduction des extrémités comme une adaptation à la vie en montagne, et ceci d'autant plus que, parmi les animaux actuels, celui qui présente les proportions les plus comparables est précisément le « Zèbre des montagnes » (*Hippotigris*). En fait, on peut peut-être rendre le milieu andin responsable de la réduction générale de la taille de l'animal, mais il est très douteux que l'explication vaille pour le raccourcissement électif de certains de ses segments. En effet, les chiffres donnés plus haut au sujet de *E. (A.) Santae-Elenae* confèrent à celui-ci des proportions absolument semblables et tout aussi insolites, bien que son habitat corresponde à une plaine tropicale. Il faut donc considérer que ces formes lourdes, mal adaptées à la course, étaient l'apanage du phylum d'Équidés qui s'est étendu en Amérique du Sud. Elles rappellent quelque peu celles des Hippidiformes. On les retrouve chez les autres *Amerhippus* de Bolivie et d'Argentine. Il semble que l'espèce du Brésil oriental, *E. (A.) neogaeus*, ait acquis en même temps qu'une taille plus grande, des proportions un peu moins lourdes. Mais il serait nécessaire qu'une étude ostéométrique détaillée permît de définir les caractéristiques de ces diverses espèces.

Equus (Amerhippus) Santae-Elenae (SPILLMANN 1938).

Fig.-texte 62, 77-79, 82-89 et 92-93.

≡ *Equus Andium* WAGNER-BRANCO. Wolf [1892, p. 287], non WAGNER-BRANCO [1883] nec Wolf [1892, p. 373].

≡ *Neohippus santae elenae* SPILLMANN [1938, p. 384-386, fig. 1 D ; 1942 ; 1948].

≡ *Amerhippus Santae-Elenae* (SPILLMANN). Hoffstetter [1950 a, p. 426, 431, 438-440, 445-447 ; fig. 3, p. 349].

HISTORIQUE. — Un Cheval nettement plus grand que le précédent, et probablement contemporain de celui-ci, a vécu durant le Pléistocène supérieur dans la région littorale de l'Équateur, spécialement dans la péninsule de Santa Elena.

Il semble que ses restes aient été remarqués depuis longtemps, mais, à ma connaissance, il n'en existe aucune

mention dans la bibliographie scientifique jusqu'en 1892. C'est alors que T. Wolf signale la présence d'un Cheval fossile dans la région côtière, où ses restes se rencontrent associés à ceux de Mastodontes. L'auteur admet qu'il s'agit vraisemblablement de la même espèce que celle des Andes, *E. Andium*, et il s'appuie même sur cette identité supposée, et sur celle du Mastodonte qu'il désigne comme *M. Andium*, pour paralléliser les terrains volcaniques de la Sierra et les couches marines de la côte.

En 1938, F. Spillmann propose pour cette espèce le nom de *Neohippus santae elenae*. Il considère que cette forme, et aussi *N. martinei* dont nous nous occuperons plus loin, seraient des descendants du Cheval « glaciaire », *N. andium* ; l'un aurait vécu dans la Sierra, l'autre sur la côte, et tous deux seraient caractérisés par une augmentation de taille due aux conditions favorables de la période interglaciaire ! Je répète que les faits s'opposent à cette interprétation phylogénique, avec laquelle je suis en complet désaccord.

La description originale est d'ailleurs insuffisante, pour ne pas dire inexistante. La seule figure donnée est un schéma d'une dent qualifiée de P⁴ mais qui a plutôt l'apparence d'une M¹. Je n'ai retrouvé dans le matériel de Spillmann aucune pièce qui corresponde à cette figure, et l'on doit sans doute attribuer cet échec au manque de fidélité du dessin. De sorte qu'à proprement parler, l'espèce n'a pas de type. Sa diagnose originale est la suivante [Spillmann, 1938, p. 385] : « Als allgemeine Charaktere sind der relativ kräftige Körperbau und die stärkere Reduktion des letzten Molaren hervorzuheben. Ausserdem ist die innere Nebenfalte, ähnlich wie bei *Neohippus andium* und auch bei *N. martinei*, noch von ausnehmend starker Entwicklung und auch die innere Hauptfalte reicht tief in das Zahninnere. Im Durchschnitt erreichen die Zähne kaum die Grösse von *N. martinei*, wenngleich sie diesen sowohl in Form als auch Entwicklung sehr nahe stehen. Wenn auch die Backenzähne die quadratische Form im allgemeinen überschritten haben (breiter als lang sind), kann doch die Länge, wenn auch um ein Geringes, grösser als die Breite sein ; auch in dieser Beziehung stimmt das fossile Küstenpferd mit dem fast gleichaltrigen interglazialen Hochlandspferd ziemlich überein (30 : 28, 26 : 24, 27 : 27 1/2). Wir finden ferner die für Pferde mit kräftigem Knochenbau typische stärkere Ausbildung des Schmelzes und ebenso eine vermehrte Fältelung des Schmelzes an den Monden ».

Il est évident que rien dans ceci (les dimensions n'indiquent même pas de quelles dents il s'agit !) ne permet de séparer cette espèce de nombreuses autres décrites antérieurement, et que par conséquent la création pourrait être déclarée irrecevable.

Heureusement, le gisement de La Carolina, d'où provient le matériel original, n'a fourni jusqu'ici qu'une seule espèce d'Équidé. De sorte que, si celle-ci se révèle distincte de celles décrites jusqu'alors, on peut sans inconvénient lui conserver le nom proposé par F. Spillmann, à condition de désigner un néotype et de donner une nouvelle diagnose.

J'ai annoncé [1950 a] la prochaine description de cette espèce que je crois distincte, et, sur un matériel topotype, j'ai montré que la structure de ses incisives inférieures la plaçait parmi les *Amerhippus*, que je considère aujourd'hui comme un sous-genre.

MATÉRIEL. — *Néotype* : EPN, V. 3037 : partie antérieure du crâne d'un mâle de 8 ans, avec la dentition supérieure presque complète.

Paratypes (EPN) :

- V. 68 : partie antérieure du crâne d'une femelle très âgée ;
- V. 187 : prémaxillaire, fragment de maxillaire et dents supérieures d'un mâle de 11-12 ans ;
- V. 176 : occipital incomplet (juv.) ;
- V. 69 : mandibule incomplète d'un mâle de 10-12 ans (probablement individu V. 187) ;
- V. 242 : dentition inférieure d'un individu d'environ 6 ans ;
- V. 191, 192, 215, 216 : molaires supérieures de lait ;
- V. 224 : deux branches mandibulaires d'un poulain de moins de 6 mois, avec dentition ;
- V. 3795 et V. 1407 : atlas ; V. 12 : fragment d'axis ;
- V. 1404 : vertèbre cervicale 4 ; V. 1403 : vertèbre cervicale 6 (juv.) ; V. 1402 : vertèbre cervicale 7 (subadulte) ; V. 178, 179, 180, 182, 183 : vertèbres dorsales de différent ordre ; V. 1453 : vertèbre lombaire antérieure ; V. 177 : dernière vertèbre lombaire ;
- V. 1461 : fragment d'omoplate gauche ; V. 5 : humérus droit ; V. 6 : radius gauche, à extrémité distale abîmée ; V. 1460 : partie olécranienne de cubitus gauche ; V. 26 : magnum gauche ; V. 37 : métacarpien III droit ;

- V. 44 : 1^{re} phalange antérieure droite ; V. 59 : 2^e phalange antérieure gauche ; V. 63 : 3^e phalange antérieure gauche ; V. 27 : sésamoïde proximal antérieur ; V. 29 : sésamoïde distal ;
 V. 1457 : fragment d'ischion droit ; V. 1 : fémur droit ; V. 175 : rotule gauche ; V. 3 : tibia droit ;
 V. 18 : astragale droite ; V. 20 : calcaneum droit ; V. 23 : naviculaire droit ; V. 25 : grand cunéiforme droit ; V. 28 : petit cunéiforme gauche ;
 V. 35 : métatarsien III droit ; V. 1462 : métatarsien II droit (incomplet) ; V. 10 : métatarsien IV gauche (incomplet) ;
 V. 40 : 1^{re} phalange postérieure droite ; V. 52 : 2^e phalange postérieure gauche ; V. 65 : 3^e phalange postérieure droite ; V. 30 : sésamoïde proximal postérieur.

Matériel référé à la même espèce : Diverses pièces, des catégories précédentes et de même provenance, conservées dans les collections suivantes : EPN, UCG, MMG, FCG.

GISEMENT ET AGE GÉOLOGIQUE. — Tout le matériel connu provient du gisement de La Carolina, et abonde particulièrement au voisinage immédiat de la côte, dans la *tierra brea*. Il appartient au Pléistocène supérieur (Carolinien).

LE CRANE ET LA MANDIBULE. — La pièce cranienne la plus complète est le néotype qui comprend les prémaxillaires, les maxillaires, les palatins et une partie du vomer d'un mâle d'environ 8 ans¹. Les dents, en excellent état, sont presque toutes conservées, sauf les deux pinces et, du côté gauche, P² et M².

Vue de profil, cette pièce se distingue de *E. (A.) Andium* par la région prémaxillaire plus renflée dans sa partie antérieure ; on observe même une légère protubérance au point de réunion des deux prémaxillaires ; à partir de là, l'os tombe en avant beaucoup plus brusquement et corrélativement la table d'usure des incisives est fortement oblique. Une légère dépression au-dessus de la crête faciale permet de supposer l'existence d'au moins un vestige de la fosse préorbitaire fréquente chez *Amerhippus*. Il est impossible d'établir, sur le matériel actuellement connu, si l'espèce côtière présentait, dans la partie postérieure du crâne, une torsion semblable à celle observée chez *E. (A.) Andium*. Mais ce caractère est hautement probable, si l'on en juge par le vomer où l'on reconnaît une morphologie identique à celle déjà décrite dans l'espèce andine. La double lame verticale s'enracine très haut dans la fosse mésoptérygoïde, montre un profil arqué et ne rejoint les maxillaires qu'en avant des M¹. Ce caractère, vraisemblablement corrélatif de la flexion cranienne, est constant : il se retrouve par exemple dans un autre palais conservé, qui appartenait à une femelle âgée ; le vomer est détruit, mais on observe son point de jonction avec les maxillaires sur le plancher des fosses nasales.

Le museau montre un allongement assez marqué, et une puissance constante, plus grande que chez le Cheval. La longueur de la partie située en avant des P² dépasse 130 mm ; elle atteint même plus de 140 chez la vieille femelle V. 68. La largeur maxima des prémaxillaires, au niveau des I³, atteint 71, 70,4 et 70 chez trois individus adultes ; elle s'abaisse à 67,5 chez la jument âgée : la moyenne correspondante est 69,8. La largeur minima du rostre, au-dessus du diastème, mesure 61,2 et 63,5 chez des mâles, 60,6 dans l'échantillon femelle. On remarquera la concordance de ces diverses dimensions.

L'intervalle I³-P² est assez variable ; il atteint 93,5 et 103,5 chez les deux mâles, 121 chez la femelle. La canine, quand elle existe, est placée nettement plus en arrière que chez le Cheval moderne. Il en résulte que l'intervalle entre incisives et canines est relativement long : il atteint

1. La figure correspondant à la tête osseuse de cette espèce (V. 3037, néotype, et V. 68, paratype) s'est trouvée perdue au cours des pérégrinations du manuscrit. Elle sera reproduite dans une note ultérieure. On trouvera cependant, dans le présent mémoire, la représentation des dents molariformes du néotype (fig. 85 A).

28 et 32 dans deux échantillons connus. Au contraire, le diastème entre canines et prémolaires est assez court comparé à celui du Cheval.

En relation avec un développement important de la canine, le museau se renfle à ce niveau chez les mâles, d'une façon beaucoup plus marquée que chez le Cheval ou chez *E. (A.) Andium* ; de sorte que la largeur externe de la région maxillaire à la hauteur des canines est pratiquement égale à la largeur des prémaxillaires mesurée sur les alvéoles des coins.

Dans cette région antérieure, le palais est fortement concave, surtout immédiatement en arrière des canines. En avant, et en accord avec la forme élevée du museau, il se redresse plus brusquement que chez *E. (A.) Andium* contre la base des incisives. Le *for. incisivum* se place nettement en avant de la ligne qui unit les bords postérieurs des coins ; il est prolongé en arrière par un sillon médian qui se poursuit le long de la crête formée par la jonction des processus palatins. Ceux-ci, comme chez l'espèce andine, sont robustes et présentent une morphologie semblable ; ils se soudent longuement avec les maxillaires, de sorte que les scissures palatines sont courtes chez l'adulte et que tout ce palais antérieur est fortement consolidé.

Les séries molariformes sont puissantes ; elles atteignent 182 et 174 de longueur mesurée sur alvéoles. Dans cette région, le palais est plus étroit et plus concave que chez le Cheval. Les orifices palatins majeurs s'ouvrent, comme chez les autres *Amerhippus*, au niveau du milieu de M^2 . L'échancrure postpalatine est relativement étroite et longue ; elle porte un mucron au milieu de son bord antérieur. Elle s'avance jusqu'à la partie antérieure de M^2 et atteint même parfois la limite M^1-M^2 . Au fond de la fosse, la double lame vomérienne montre un bord inférieur arrondi et non tranchant.

L'arrière-crâne n'est connu que par un occipital incomplet, aux sutures visibles, qui correspond à un animal non adulte. Ses dimensions, 105 de largeur sur les processus paroccipitaux, 85 de largeur des condyles occipitaux, sont certainement au-dessous des caractéristiques des adultes. Sa morphologie est très comparable à celle de *E. (A.) Andium* et diffère de celle de *E. caballus*. Les fosses condyliennes ventrales sont courtes et profondes, ce qui semble indiquer, ici comme chez l'espèce andine, le déplacement des condyles occipitaux vers le bas et vers l'avant. Le *for. magnum* est relativement réduit ; sur la face ventrale, son ouverture est resserrée, et ressemble plus à un V qu'à un U, ce qui représente une autre analogie avec le Cheval puninien. Sur la face postérieure, on observe une profonde fosse musculaire ; la tubérosité cervicale est vigoureuse et descend très bas. La crête nuchale est détruite, mais il faut s'attendre à un développement puissant, comparable à celui qu'on connaît chez les autres *Amerhippus*.

La mandibule (fig. 84) est robuste. Elle a une forme très comparable à celle de *E. (A.) Andium*, *insulatus*, *curvidens* et *occidentalis*. On y reconnaît en particulier le grand développement en profondeur, constant chez *Amerhippus*. Mais elle se distingue de l'espèce andine principalement par sa taille plus forte, par son étranglement plus fort au niveau du diastème et par la position plus postérieure de la canine. Ses dimensions sont les suivantes :

Longueur, depuis le bord antérieur de I_1 jusqu'au bord postérieur de M_3	299
Longueur de l'espace interdentaire I_3-P_2	92
MÉM. SOC. GÉOL. DE FRANCE. — N. S. — T. XXXI. — 37.	MÉM. N° 66. — 37



FIG. 81. — *Equus (Amerhippus) Santae-Elenae* (SPILLM.). EPN, V. 69. Mandibule, mâle de 15-16 ans. $\times 1/5$. Carolinien, La Carolina (Guayas).

Longueur de la série molariforme, sur alvéoles.	173
Largeur au niveau des I_3	61
Largeur minima au niveau du diastème.	41
Hauteur du milieu du diastème.	45
Hauteur devant P_2	64
Hauteur entre P_4 et M_1 (ppd. au bord inférieur).	86,5
Hauteur oblique derrière M_3 (ppd. au bord alvéolaire).	138

La branche montante de la mandibule est encore inconnue.

Il est difficile d'interpréter les quelques mesures connues de la tête osseuse de *E. (A.) Santae-Elenae*. En effet, nous ne disposons encore d'aucune dimension maxima, soit en longueur, en largeur ou en hauteur. Il est donc impossible, en particulier, d'estimer l'importance de la tête par rapport au corps. Cependant les indices partiels obtenus en prenant le fémur comme référence conduisent à des chiffres systématiquement plus faibles chez l'espèce littorale que chez celle de la Sierra ; il semble donc que la première ait eu une tête un peu moins lourde. Mais les deux espèces du Pléistocène supérieur se distinguent surtout par la morphologie du museau. La forme côtière avait un museau plus élevé et plus étroit que le fossile andin. Ses proportions rappellent davantage celles du Cheval moderne ; mais cependant l'étrécissement beaucoup moins important des maxillaires au niveau du diastème donne à la partie antérieure de la face de *E. (A.) Santae-Elenae* une allure plus pesante que chez les Équidés actuels.

LA DENTITION. — 1) LA DENTITION DÉFINITIVE SUPÉRIEURE. — Les incisives supérieures forment une arcade très cintrée, assez prolongée en arrière. Elles sont implantées moins obliquement que chez *E. (A.) Andium*. Leur morphologie est banale. On y note un profond cornet externe, qui est souvent fissuré en arrière dans les dents latérales. L'émail de la face postérieure

est plus épais que chez l'espèce andine ; par contre, l'émail central est toujours très mince. La face antérieure des dents ne présente jamais de sillons longitudinaux.

Comme il a déjà été dit, les canines, quand elles existent, sont particulièrement robustes et provoquent un relief latéral accentué. Elles occupent une position assez postérieure. Leur morphologie est classique.

Dans son ensemble, la série molariforme (fig. 85 A, B) est large par rapport à sa longueur. Je n'ai pas observé de dent antérieure à P^2 , ce qui n'est pas significatif étant donné le faible nombre des exemplaires étudiés.

La table d'usure des prémolaires atteint 99,5 et 94 chez les deux mâles, elle s'abaisse à 89,5 chez la femelle où les dents antérieures sont complètement usées, ce qui a provoqué la rupture des P^3 et la chute d'une P^2 . La longueur des molaires atteint 80 et 77,5 dans les deux premiers échantillons et 80 chez un troisième animal assez jeune. Ces chiffres donnent, pour les deux exemplaires pourvus de la série complète, des rapports prémolaires/molaires de 1,24 et 1,21, comparables, par conséquent, aux chiffres trouvés chez les espèces *insulatus* et *occidentalis*. Il

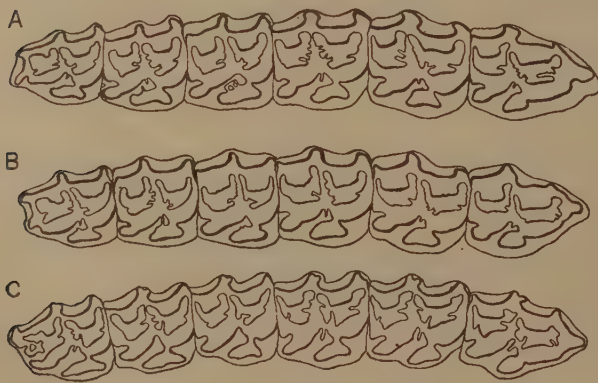


FIG. 85. — Séries molariformes supérieures. $\times 1/2$.

A, V. 3037 et B, V. 187 : *Equus (Amerhippus) Santae-Elenae* (SPILLM.), Carolinien, La Carolina (Guayas). — C : F. 746, *Equus (Equus) caballus* L., domestique, Équateur.

semble donc que *E. (A.) Santae-Elenae* avait des molaires plus réduites que chez le Cheval actuel, mais moins que la moyenne des individus de *E. (A.) Andium*.

Les dents sont larges, ce qui leur donne une allure puissante. Contrairement à ce qu'on a vu chez *E. (A.) Andium*, elles présentent peu de variations individuelles dans leur taille, qui a été observée sur une dizaine de spécimens de chaque catégorie. La courbure de leur fût est très comparable à celle observée chez l'espèce andine : pratiquement nulle chez P^2 , elle s'accroît progressivement jusqu'à M^3 .

La prémolaire antérieure P^2 accuse une longueur de 37,5 et une largeur de 27 dans la dent vierge, avant sa sortie. Ensuite ses dimensions s'accroissent un peu par suite du développement du cément, elles oscillent entre 39 et 41 pour la longueur et 28-29 pour la largeur. Une dent très usée mesure encore 37,5 sur 28. Sur le flanc externe, le parastyle est mieux marqué que chez *E. (A.) Andium* et ne s'efface que chez les vieux animaux. Le mésostyle est généralement large, mais reste simple, sans sillon longitudinal. Sur la face interne, le protocône est moins arrondi que chez *E. caballus* ou *E. (A.) Andium* ; dans la dent jeune, il se prolonge un peu vers l'avant, et n'est complètement déjeté vers l'arrière qu'après une usure très avancée. Le pli caballin est moyennement marqué. Je ne connais aucun exemple d'îlot formé par l'étranglement du golfe entre hypocône et hypostyle. Les croissants internes sont limités par un émail fortement plissé, surtout dans la dent peu usée.

Les dents intermédiaires présentent les caractères généraux de *Amerhippus* : parastyle et mésostyle simples ; protocône peu développé vers l'avant et formant une gibbosité par sa paroi qui regarde le lobe postérieur de la dent. Par ailleurs les replis d'émail interne sont assez compliqués, souvent davantage que chez le Cheval moderne.

P^3 vierge mesure 31-32 de long sur 28,5-30 de large. Aux stades d'usure moyenne, la dent répond aux dimensions 32,5-33,6 sur 31-31,2. Les pièces très usées peuvent s'abaisser à 28,5 de longueur.

P^4 moyennement usée mesure 28,7-31 sur 30,2-32,5 ; la longueur peut se réduire à 28,2 dans les stades très avancés.

Ces deux dents sont très semblables, sauf leur taille plus forte et leurs replis d'émail plus complexes, à celles de *E. (A.) Andium*. Aucune ne présente l'îlot de type « *insulatus* ».

M^1 juvénile est plus longue que large (31 sur 28), mais ce rapport s'inverse assez rapidement. Dans l'usure moyenne ou avancée, on observe des longueurs de 25 à 26,8 et des largeurs de 28 à 31.

M^2 suit la même règle : les dents peu usées mesurent 30-31 sur 25-27,4. Les stades moyens ou avancés donnent 25,4-26,5 pour la longueur et 28,2-29,2 pour la largeur.

On remarquera que, dans ces deux dents, le lobe postérieur du protocône forme toujours une gibbosité le long de la vallée interne ; mais de plus il se complique fréquemment, formant des diverticules (voir M^1 de V. 187, fig. 85 B et de V. 213, fig. 87 A ; M^2 de V. 3037, fig. 85 A) ou des îlots (voir M^1 de V. 3037, fig. 85 A) ; il arrive même que l'un de ses diverticules rejoigne le pli caballin pour isoler l'extrémité de la vallée interne (voir M^2 de V. 187, fig. 85 B). Dans un cas, j'ai pu observer aussi la formation d'un îlot postérieur entre l'hypostyle et l'hypocône chez une M^1 .

M^3 est un peu plus variable que les dents précédentes dans ses dimensions. En général, sa taille est cependant moins réduite que chez *E. (A.) Andium*. Elle accuse 26,2-31 de long sur 23,6-28,4 de large. Elle est caractérisée comme chez les autres *Amerhippus*, par ses parastyle et mésostyle simples, par le grand développement de l'hypostyle et la formation d'un profond sillon postérieur entre celui-ci et le métastyle. Mais on y observe des complications fréquentes : îlots dans l'isthme du protocône (V. 210, fig. 87 B), ou dans l'isthme de l'hypostyle (V. 211, fig. 87 B), excroissances issues du protocône (V. 187, fig. 85 B ; V. 210, fig. 87 B) ; on notera que des anomalies comparables se retrouvent chez l'espèce brésilienne *E. (A.) neogaeus* (comparer V. 211, fig. 87 B, avec J. Boas [1881, fig. 18, pl. II]). Par ailleurs le protocône, qui est fortement développé vers l'arrière, présente cependant un lobe antérieur mieux marqué que chez *E. (A.) Andium*, plus semblable à celui de *E. (A.) neogaeus*.

Si l'on compare la morphologie de ces dents avec celles de l'espèce de la Sierra, on notera que, d'une façon générale, leur émail est beaucoup plus plissé, surtout dans les dents peu usées. Par ailleurs, les complications (formation d'îlots, etc.) ont tendance à se produire surtout dans les molaires vraies, où elles sont très fréquentes, tandis que celles qui ont été relevées chez *E. (A.) Andium* intéressent seulement les prémolaires.

2) LA DENTITION INFÉRIEURE DÉFINITIVE. — Les incisives inférieures (fig. 62), comme chez les divers *Amerhippus*, sont privées de cornet externe. La dent, en forme de biseau, ne comprend que de l'émail périphérique, épais en avant et mince en arrière. La table d'usure des incisives est nettement inclinée vers l'avant, en relation avec la disposition des dents supérieures correspondantes.

Les canines sont fortes. Elles sont placées assez près des incisives, mais plus en arrière que chez l'espèce andine. Le diastème entre canine et prémolaire atteint 67 chez le seul mâle bien conservé (fig. 84); dans le même échantillon, l'intervalle $I_3 P_2$ mesure 92.

La série molariforme (fig. 86 A, B) occupe sur la mandibule une longueur de 173 et 187 respectivement dans deux échantillons; la table d'usure mesure 169 et 182 dans les mêmes pièces. La

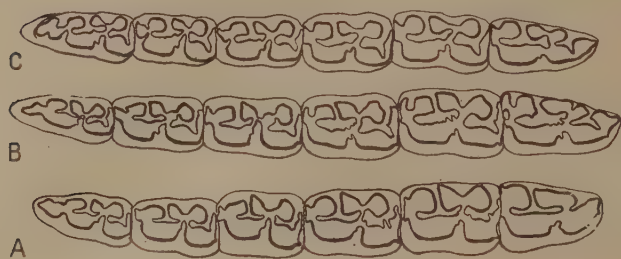


FIG. 86. — Séries molariformes inférieures. $\times 1/2$.

C : E. 746, *Equus (Equus) caballus* L., domestique, Équateur. — B : *Equus (Amerhippus) Santae-Elenae* (SPILLM.), V. 242, exemplaire de 6 ans 1/2. — A : *Id.*, V. 69, exemplaire de plus de 15 ans. Carolinien, La Carolina (Guayas).

table des prémolaires atteint 88, 91 et 95 dans 3 échantillons (moy. 91,3); celle des molaires, 82,7, 83, 83, 83 et 86 dans 5 séries (moy. 83,5). Les rapports prémolaires/molaires correspondent à 1,06 et 1,10 chez les deux pièces munies de la série complète; à partir des moyennes on aboutit au chiffre de 1,09 qui est concordant malgré le faible nombre des mesures, ce qui s'explique par la faible variabilité de *E. (A.) Santae-Elenae*. Ce rapport est à peu près le même que chez le Cheval actuel.

Les dents, comparées à celles de *E. caballus*, sont larges et courtes, ce qui donne à l'ensemble de la série molariforme une allure plus puissante. Leurs replis d'émail, surtout dans les pièces peu usées, sont nettement plus complexes que chez *E. (A.) Andium*.

P_2 est connue par 6 dents, dont une vierge. Celle-ci mesure 34,8 de long et 15,1 de large. Le développement du ciment fait ensuite monter ces dimensions à 33,6-35,5 sur 17,5-19,5 chez les pièces peu usées. La surface d'abrasion se raccourcit avec l'âge et atteint 31,5-32 sur 20,2-21 chez les vieux individus. Sur la face interne, le métaconide et le métastylide sont originellement bien séparés, mais comme de coutume, leur isthme commun se rattache directement au premier et non au point de jonction comme il arrive dans les dents postérieures. La séparation entre ces deux denticules s'efface progressivement avec l'usure. De la même façon, le sillon qui sépare entoconide et entostylide n'est bien marqué que chez les jeunes dents. Le golfe entre paraconide et métaconide reste simple; mais celui qui débouche entre métastylide et entoconide se complique, surtout dans son diverticule antérieur; il se simplifie avec l'usure. Sur la face externe, le protostylide est toujours évident sur le fût de la dent où il forme une arête, mais il n'apparaît que tardivement sur la surface d'usure. Le ptychostylide est bien marqué chez le jeune, et s'efface plus ou moins par la suite. Sur la face postérieure, l'entostylide et l'hypoconulide sont séparés par un golfe qui disparaît rapidement avec l'usure.

P_3 est connue par 10 échantillons dont 2 vierges. Une dent dont le ciment est incomplètement formé mesure 31,2 de long sur 14,2 de large. Le développement du ciment élève ces dimensions à 32,8 sur 16,2 chez une autre dent vierge. Les dents peu usées mesurent 29-30,8 sur 19-21. Une usure avancée conduit aux chiffres 28,5-28,7 sur 20,8-21,5.

P_4 est représentée par 7 pièces. Les dents peu usées mesurent 28,8-30,5 sur 21-25; chez les animaux âgés on trouve 27,6-28,5 sur 19,7-21.

Dans ces prémolaires, le dessin d'émail diffère de celui de *E. (A.) Andium* par une tendance, chez les jeunes, vers la complication du diverticule antérieur du golfe qui s'ouvre entre métastylide et entoconide; chez les individus âgés, c'est, au contraire, le golfe antérieur qui se complique. Le ptychostylide est à peine indiqué et disparaît rapidement. Par contre le protostylide se marque surtout sur les dents usées. Métaconide et métastylide affectent une forme semblable à celle décrite chez l'espèce andine, le premier étant largement arrondi et le second subtriangulaire.

Chacune des molaires définitives est connue par 11 échantillons.

Une M_1 très jeune, réduite à son squelette d'émail et logée au fond de l'alvéole d'une mandibule de moins de 6 mois, mesure 32,7 de long sur 12,7 de large. Peu de temps après sa sortie, la dent, encore pourvue d'un talon, répond à 31-30 sur 15,8-16,3. Aux stades d'usure moyenne on trouve 28,7-29 sur 18,6-18,7 ; enfin chez les vieux individus j'observe 25,3-26 sur 17-19,5.

M_2 subit une évolution analogue. La dent jeune, encore munie de son talon, mesure 33-31,4 sur 14-14,2. On trouve ensuite 28,5-27,5 sur 17,2-17,3, puis 27-25,2 sur 17,8-18,4.

Ces deux dents montrent un dessin assez semblable à celui des prémolaires, mais moins ample transversalement, et sans complication notable des replis d'émail. Comme précédemment, le protostylide, d'abord à peine indiqué, s'accroît chez les dents usées ; au contraire, le ptychostylide s'efface avec l'âge.

M_3 , étudiée sur 11 échantillons, présente une table d'usure de 29,6-31,3 sur 13,4-15,8 dans 9 cas ; elle s'élève à 32,6-35,5 sur 16 chez deux vieux individus où l'usure atteint la partie inférieure de la dent. La morphologie est banale. Le protostylide est généralement à peine indiqué. Le talon ou hypoconulide a tendance à se compliquer légèrement, ce que nous n'avions pas observé chez *E. (A.) Andium*.

3) LA DENTITION DE LAIT SUPÉRIEURE. — De la 1^{re} dentition, je connais deux incisives supérieures vierges qui ressemblent à celles du Cheval : leur couronne s'élargit fortement à partir du collet, et elle porte un cornet externe largement ouvert (V. 1475, fig. 87 C).

Les molariformes de lait ne sont connues que par 4 dents (fig. 87 D-F) dont deux Dp^2 . Celles-ci sont nettement plus allongées que P^2 ; elles mesurent 40,4 sur 24,5 et 41,4 sur 26,2. Leur émail est assez compliqué ; dans les deux cas on observe un filot ou un golfe entre le protostyle et le parastyle ; le protocône est moins arrondi que chez *E. (A.) Andium*, plus anguleux sur son bord antérieur. Les dents suivantes Dp^3 et Dp^4 ont, comme de coutume, une forme plus allongée et des replis d'émail plus compliqués que les dents définitives correspondantes.

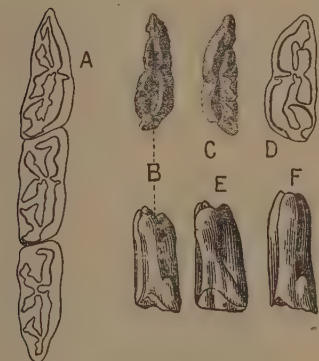


FIG. 88. — *Equus (Amerhippus) Santae-Elenae* (SPILLM.). Dentition de lait inférieure. $\times 1/2$.

A : V. 224, série Dp_2 - Dp_4 droite d'un exemplaire de moins de 6 mois. — B : V. 229, Dp_2 d. vierge, faces supérieure et postérieure. — C : V. 225, Dp_2 g. vierge, montrant le métastylide divisé. — D : V. 227, Dp_2 g., moyennement usée. — E : V. 230, Dp_2 d., face postérieure. — F : V. 239, Dp_4 d., face postérieure. Carolinien, La Carolina (Guayas).

4) LA DENTITION DE LAIT INFÉRIEURE (fig. 88). — Elle a pu être étudiée sur une mandibule d'un poulain de moins de 6 mois (V. 224, fig. 88 A) et sur d'assez nombreuses pièces isolées.

La mandibule V. 224 porte encore du côté gauche les alvéoles de Di_1 et Di_2 . La troisième incisive Di_3 est encore logée dans son alvéole et montre que, comme celle de *E. (A.) Andium*, elle est totalement dépourvue de cornet externe. Contre cette pièce et du côté interne, s'observe une minuscule Dc_1 dont la couronne ne dépasse pas 2 mm de large. Sur le diastème, la crête interdentaire est très marquée et évidée sur son flanc externe. Il n'y a pas de trace visible de Dp_1 .

Les trois molariformes, Dp_2 à Dp_4 , occupent une longueur de 104,5 et 107 sur les deux branches mandibulaires.

Dp_2 est connue par 8 échantillons. La dent vierge mesure 36,5 à 37,2 de long et elle atteint ensuite 39,3-39,4, pour s'abaisser après usure à 37,3-37,6 par ablation du talon postérieur.

Dp_3 et Dp_4 ne sont connues que par des dents vierges ou peu usées, la première par 6 échantil-

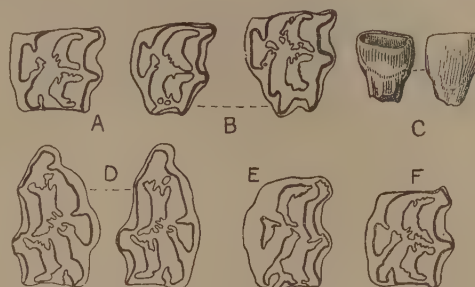


FIG. 87. — *Equus (Amerhippus) Santae-Elenae* (SPILLM.). Dents supérieures. $\times 1/2$.

A : V. 213, M_1 g. — B : V. 211 et 210, M_3 g. — C : V. 1475, Di_1 g. — D : V. 192 et 191, Dp_2 d. — E : V. 216, Dp_3 g. — F : V. 215, Dp_4 g. Carolinien, La Carolina (Guayas).

lons et la seconde par 7. La longueur de Dp , varie de 33 à 35,6, celle de Dp^4 , de 35 à 37 ; ces dimensions doivent, bien entendu, s'abaisser chez des dents plus usées.

Morphologiquement, Dp , ressemble beaucoup à celle de *E. (A.) Andium* ; elle s'en distingue surtout par l'effacement presque total du protostylide dont on devine tout au plus l'existence le long du fût de la dent. Dans un exemplaire (V. 225, fig. 88 C), le métastylide forme deux cuspidés consécutives, dont le sillon de séparation disparaît assez rapidement ; c'est là une anomalie intéressante, signalée antérieurement dans les espèces *Andium* et *insulatus*.

Dans les deux dents suivantes, le protostylide est bien marqué, mais il n'atteint que tardivement la table d'usure. Sur le flanc postérieur, l'entostylide forme d'abord un talon qui s'écrase progressivement ; beaucoup plus bas apparaît un hypoconulide (V. 229, V. 239, fig. 88 B, F) qui n'est affecté par l'usure que dans les stades très avancés. Nous retrouvons ici le même caractère déjà connu chez *E. (A.) Andium* et *insulatus*, de même que chez *E. Stenonis* et les Zèbres actuels. Il était probablement général chez *Amerhippus*.

LA COLONNE VERTÉBRALE. — La série vertébrale est incomplètement connue. Je n'en ai retrouvé que trois atlas dont un complet, un fragment antérieur d'axis juvénile, une 4^e cervicale, une 6^e cervicale jeune, une 7^e cervicale, 9 dorsales et 2 lombaires dont la dernière. Sauf leur taille plus grande, ces diverses pièces ressemblent de très près à celles de *E. (A.) Andium*. En particulier les vertèbres cervicales sont nettement plus massives que chez le Cheval moderne.

Les atlas répondent aux dimensions suivantes :

	V. 1407	V. 3795	V. 3796
Longueur totale.	104	94	—
Largeur de l'articulation cranienne.	90	88,5	88
Largeur de l'articulation postérieure.	95a	86,5	—
Largeur totale.	—	150	—

Les dimensions des deux vertèbres cervicales adultes sont :

	C 4 V. 1404	C 7 V. 1402
Longueur sur les zygapophyses.	113	79
Largeur sur les prézygapophyses.	83	90
Largeur sur les postzygapophyses.	80,5	78,2

LE MEMBRE ANTÉRIEUR ET SA CEINTURE. — L'omoplate (V. 1461, fig. 77 A) est représentée par deux fragments qui, dans les caractères observables, n'offrent pas de différences notables avec la pièce homologue de *E. (A.) Andium*. Comme dans cette dernière, l'épine se prolonge davantage vers l'articulation humérale que chez le Cheval. Je ne puis préciser les caractères de la partie supérieure de l'os, qui est inconnue.

Dimensions :

	V. 1461	V. 543
Largeur sur le <i>tuber scapulae</i>	95,5	93,3
Cavité glénoïde : grand diamètre.	63	60,5
petit diamètre.	49	49,5
Largeur minima du col de l'os.	64	60a

L'humérus est connu par un bon exemplaire adulte (V. 5, fig. 77 G) et par un fragment distal. L'os a sensiblement les mêmes dimensions longitudinales que celui du Cheval de comparaison (E. 746, fig. 77 H), ce qui fait ressortir ses proportions beaucoup plus massives, surtout en ce qui

concerne ses extrémités. La tête de l'os est lourde. Elle porte sous le trochin une dépression marquée, qui correspond à l'extrémité supérieure de l'insertion du muscle brachial ; ce caractère, à peine marqué chez le Cheval, paraît constant chez *Amerhippus*. La tubérosité deltoïde est forte, mais moins saillante latéralement que chez l'espèce andine. La gouttière de torsion est relativement étroite et profonde. L'extrémité distale est très dilatée. L'épitrôchlée est très puissamment développée en arrière et rabattue sur la fosse olécranienne ; il en résulte que l'épaisseur et la largeur de l'os à ce niveau sont sensiblement égales ; c'est là une disposition bien différente de celle du Cheval ; elle n'est qu'ébauchée chez l'Ane, un peu plus accentuée chez les Zébrins, elle est toujours accusée chez les divers *Amerhippus* connus. La trochlée est puissante. A l'angle antéro-externe de la surface articulaire, on retrouve le tubercule bien individualisé qui a déjà été signalé chez *E. (A.) Andium*.

Dimensions :

	V. 5	V. 1458
Longueur, à partir de la tête articulaire.	280	—
Largeur proximale.	106	—
Largeur de l'articulation distale.	82,5	82
Épaisseur (perpendiculaire au bord antérieur) de l'extrémité distale.	80,3	83

Le radius est représenté par un échantillon adulte, dont l'extrémité distale est un peu détériorée (V. 6, fig. 78), et par un fragment proximal d'un exemplaire juvénile. La pièce adulte est plus courte que celle du Cheval de comparaison, mais ses proportions sont beaucoup plus lourdes. Sa longueur totale peut être estimée à 320-325 (estimation assez précise car une partie de la surface articulaire distale est conservée). La largeur de l'épiphyse proximale atteint 92, celle de l'articulation humérale 82 (on notera sa concordance avec la largeur distale de l'humérus). La diaphyse mesure, au milieu de l'os, 48,5 de largeur. Elle porte une échancrure nette à son bord interne au-dessous de l'épiphyse proximale.

Deux cubitus adultes incomplets et un jeune figurent dans la collection. La partie olécranienne, bien conservée, est beaucoup plus massive que chez le Cheval et ressemble à celle de *E. (A.) Andium* : sa face interne est excavée ; l'externe est vigoureusement ornementée ; le développement antéro-postérieur et transversal est important.

Un magnum, seul élément connu du carpe, a sensiblement la même taille que celui du Cheval de comparaison, mais il présente par rapport à celui-ci les mêmes différences déjà relevées dans le fossile andin. L'os est relativement plus haut que celui du Cheval, comme on l'observe sur la face antérieure et plus encore sur le saillant postérieur qui est étroit et élevé. Ce dernier porte en bas, sur sa face interne, une petite articulation verticale supplémentaire pour le trapézoïde : il apparaît donc que, comme chez *E. Andium* et à l'inverse de ce que l'on observe chez *E. caballus*, le bec postérieur du trapézoïde s'articulait avec le grand os et non avec le métacarpien central. La face inférieure du magnum montre une expansion postérieure plus étroite et plus profonde antéro-postérieurement que chez le Cheval ; on observe un évidement marqué sur le flanc interne, au milieu de la ligne de contact avec l'unciforme. La face supérieure montre une articulation avec le lunaire relativement réduite.

Trois canons antérieurs conservés (V. 37, fig. 79) sont remarquablement concordants dans leurs dimensions et confirment la faible variabilité de l'espèce étudiée. Ils sont plus grands que ceux de *E. (A.) Andium*, mais présentent sensiblement la même morphologie. L'articulation proximale a un développement antéro-postérieur relatif plus fort que chez le Cheval ; la face articulaire pour le grand os est généralement interrompue par un golfe s'ouvrant du côté externe. Il n'y a pas de face articulaire pour le trapézoïde. Les deux facettes destinées à l'unciforme sont

séparées et la postérieure est réduite. Les logements pour les stylets latéraux sont plus importants

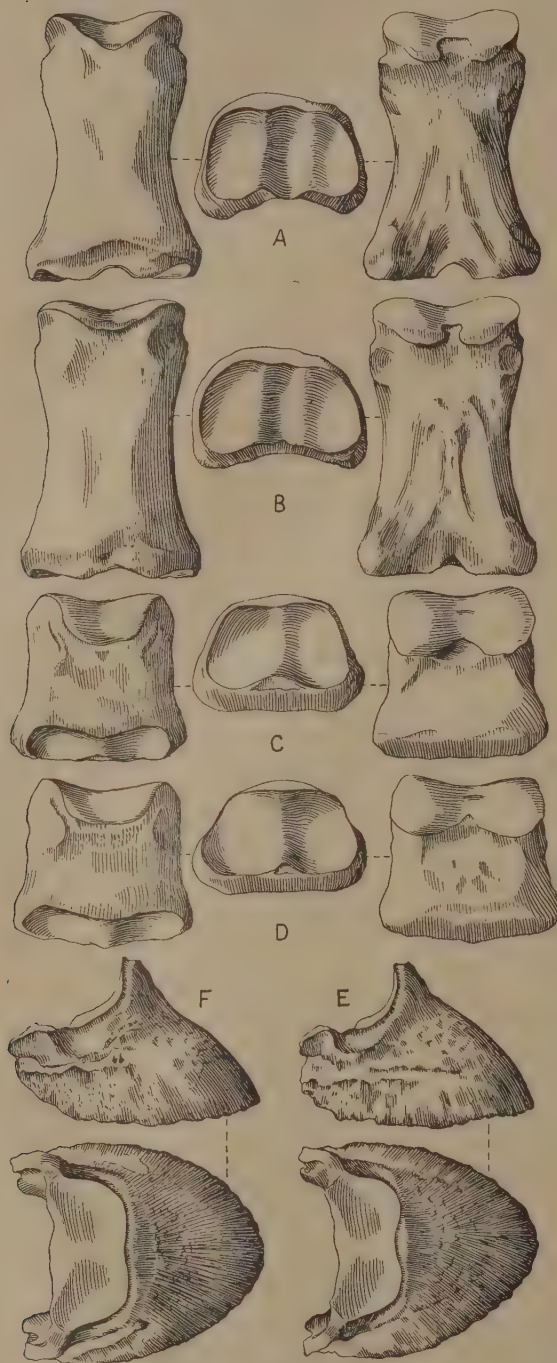


FIG. 89. — *Equus (Amerhippus) Sanctae-Elenae* (SPILLM.). Carolinien, La Carolina (Guayas).

Phalanges proximales droites : A, V. 40, postérieure ; B, V. 44, antérieure. — Secondes phalanges : C, V. 52, postérieure ; D, V. 59, antérieure. — Phalanges distales : E, V. 65, postérieure droite ; F, V. 63, antérieure gauche. $\times 1/2$.

que chez le Cheval. La diaphyse est massive, aussi bien en largeur qu'en épaisseur ; mais on n'observe pas le dimorphisme, probablement sexuel, noté chez *E. (A.) Andium*. L'extrémité inférieure est plus petite que la supérieure, comme chez les autres *Amerhippus*. On note aussi l'existence de fossettes au-dessus de l'articulation distale, sur la face antérieure et sur la postérieure.

Dimensions :	V. 37	V. 38	V. 39	moy.
Longueur totale.....	208	210	213	210,5
Largeur proximale.....	55	55	55	55
Largeur au milieu.....	38	36,5	38,7	37,7
Largeur sur les tubercules latéro-distaux...	46,3	46,4	48,6	47,1
Largeur de l'articulation distale.....	48	48	48,3	48,1
Épaisseur proximale....	39	39		39
Épaisseur au milieu.....	27,5	27	29	27,8
Épaisseur distale.....	37	37		37

Les phalanges, comme on le verra dans la fig. 89, présentent les mêmes différences que chez *E. (A.) Andium* entre les antérieures et les postérieures. De plus, étant donné la faible variabilité de l'espèce présente, on peut distinguer les pièces antérieures des postérieures par leurs dimensions. La première phalange est un peu plus longue et son articulation distale est plus large dans le doigt antérieur. La seconde est, au contraire, plus courte, mais également un peu plus large distalement. Je ne reviendrai pas sur les détails morphologiques déjà signalés à propos de l'espèce andine. Je soulignerai simplement que la phalange distale indique un sabot antérieur relativement haut et étroit, tout différent de celui du Cheval ; cette forme, qu'on aurait pu attribuer à une adaptation montagnarde chez *E. (A.) Andium*, se retrouve donc également chez un *Amerhippus* de plaine tropicale. On observe une morphologie encore comparable chez un autre représentant tropical du sous-genre, *E. (A.) neogaeus*, d'après les figures données par J. Boas [1881, pl. II, fig. 14-15] ; mais chez cette dernière espèce la phalange, également haute et à profil antérieur busqué, est nettement plus courte antéro-postérieurement.

Les dimensions des 3 phalanges antérieures sont les suivantes :

	Variations	Moyennes
<i>Phalange proximale</i> (6 ex. adultes) : Longueur.	81,1 à 86,5	83,5
Largeur proximale.	52 à 53,5	52,8
Largeur minima.	35,3 à 37,5	36,5
Largeur sur les tubercules latéro-distaux.	44 à 49,5	46,0
Largeur maxima de l'articulation distale.	44,2 à 47,4	45,1
Épaisseur proximale.	34,6 à 38	36,5
Épaisseur distale.	27,5 à 28,4	28,0
<i>Phalange moyenne</i> (6 ex. adultes) : Longueur.	45,5 à 49	47,0
Largeur proximale.	48,7 à 54,2	52,5
Largeur max. de l'articulation distale.	43,7 à 46,6	45,2
Épaisseur proximale.	32,5 à 36	34,5
Épaisseur distale.	30,8 à 32,4	31,6
<i>Phalange distale</i> (3 ex. adultes) : Longueur antéro-postérieure.	72a à 79,5	76,0
Hauteur verticale.	49 à 49,5	49,3
Longueur frontale.	57 à 59	58,0
Largeur max. de la sole plantaire.	66 à 70	67,5

Les os sésamoïdes connus n'offrent rien de particulier.

LE MEMBRE POSTÉRIEUR ET SA CEINTURE. — Je n'ai retrouvé du bassin qu'un fragment d'ischion qui ne présente pas de particularités notables.

Le fémur est représenté par un bon exemplaire (V. 1, fig. 82A) sur lequel on retrouve les caractères essentiels déjà signalés chez *E. (A.) Andium*. La tête est arrondie. Le grand trochanter est relativement court, mais plus saillant en arrière que chez le Cheval. Le petit trochanter porte deux crêtes vigoureuses du côté antérieur ; le troisième trochanter occupe une position relativement basse, il semble fortement saillant latéralement ; entre les deux derniers, la face postérieure forme une large surface subplane. La moitié distale de la diaphyse est progressivement élargie. L'extrémité distale, qui est un peu détériorée, n'offre rien de notable.

Dimensions :

Longueur, sur le grand trochanter.	418	Largeur distale.	103a
Longueur, sur la tête articulaire.	382	Épaisseur distale (ppd. au bord post. des	
Largeur proximale.	138	condyles).	132

Trois rotules sont connues. Elles ont une morphologie banale et répondent aux dimensions suivantes :

Hauteur verticale.	65 à 70,2 moy.	68,1
Largeur.	65,5 à 71,4 moy.	68,3

Du tibia (V. 3, fig. 82F), j'ai retrouvé deux exemplaires sensiblement complets et une extrémité distale. L'os est pratiquement aussi long que celui du Cheval de comparaison, mais beaucoup plus lourd d'aspect. Par contre, il est tout à fait semblable à celui de *E. (A.) Andium*, sauf pour la taille. Je ne crois pas utile de répéter ici les caractéristiques morphologiques déjà signalées à propos de l'espèce andine.

Dimensions :

	V. 2	V. 3	moy.
Longueur totale.	347	366	356,5
Largeur proximale.	100,4	107,5	104
Largeur au milieu.	47,6	48,5	48
Largeur distale.	77,5	83a	80

Le tarse est connu par 2 calcanéums, 4 astragales dont une incomplète, 3 naviculaires, un grand cunéiforme et un petit cunéiforme. Le cuboïde n'a pas été retrouvé. Ces pièces n'offrent

guère de particularités, si ce n'est l'aspect court et pesant du calcanéum comparé à celui du Cheval. Les dimensions sont les suivantes :

	V. 20	V. 21
<i>Calcanéum</i> : Longueur proximo-distale.	108,8	
Dimension dorso-plantaire maxima, sur le tubercule cochléaire.	52,8	51,5
Dimension dorso-plantaire minima du bras proximal.	46	43,5
<i>Astragale</i> : Longueur proximo-distale.	65,5 à 67,5 moy.	66,6
Largeur maxima.	66,8 à 68	moy. 67,7
Largeur de l'articulation naviculaire.	52,3 à 54,8 moy.	53,8

Six canons postérieurs (V. 35, fig. 83C) sont remarquablement homogènes dans leurs dimensions. Ils ressemblent beaucoup par leur morphologie à ceux de *E. (A.) Andium*. A l'extrémité proximale, le bec postérieur est moins détaché que chez le Cheval ; les logements des stylets sont plus larges et leurs facettes articulaires latérales plus verticales. La diaphyse est large et épaisse. L'extrémité distale montre des tubercules latéraux qui dépassent légèrement les bords de l'articulation, sans atteindre le développement observé chez les Hippidiformes. Il existe des fossettes bien marquées au-dessus de l'articulation distale, sur les faces antérieure et postérieure. Toute l'extrémité inférieure montre une flexion vers l'arrière, qui apparaît générale chez *Amerhippus*.

	Variations	Moyennes
<i>Dimensions</i> : Longueur totale.	232 à 244	238,5
Largeur proximale.	53 à 57,5	55,0
Largeur au milieu.	35,5 à 38,5	36,8
Largeur sur les tubercules latéro-distaux.	48 à 57	52,9
Largeur de l'articulation distale.	48 à 52,5	49,8
Épaisseur proximale.	43 à 47,5	45,0
Épaisseur au milieu.	30 à 34	32,2
Épaisseur distale.	37,5 à 38,5	37,9

Les fragments proximaux d'un métatarsien IV et d'un métatarsien II, par leur morphologie et leur puissance, sont analogues à ceux de *E. (A.) Andium* et diffèrent de ceux de *E. caballus*.

Les phalanges du doigt postérieur (V. 40, V. 52, V. 65, fig. 89 A, C, E) sont comparables morphologiquement à celles de *E. (A.) Andium*, sauf peut-être que l'ergot supérieur de la phalange distale est un peu moins élevé. Les dimensions sont voisines de celles de *E. (A.) neogaeus* et le style est assez comparable. On note cependant, d'après les figures données par J. Boas [1881, fig. 12-13, pl. II], que la phalange unguéale de l'espèce brésilienne était plus courte et, par conséquent, relativement plus large.

<i>Dimensions</i> :	Variations	Moyennes
<i>Phalange proximale</i> (2 ex. adultes). Longueur.	80 et 81	80,5
Largeur proximale.	52,3 et 53,2	52,7
Largeur minima.	32,8 et 35,3	34,0
Largeur sur les tubercules latéro-distaux.	43,4 et 43,5	43,4
Largeur de l'articulation distale.	41,2 et 41,3	41,2
Épaisseur proximale.	38,2 et 39,1	38,6
Épaisseur distale.	26,7 et 27,5	27,1
<i>Phalange moyenne</i> (4 ex. adultes) : Longueur.	40,7 à 50,5	48,0
Largeur proximale.	40 à 52	50,3
Largeur de l'articulation distale.	41 à 43,5	41,6
Épaisseur proximale.	33,2 à 36,2	34,3
Épaisseur distale.	31,2 à 31,4	31,3
<i>Phalange distale</i> (2 ex. adultes) : Longueur antéro-postérieure.	71,5 et 70	70,7
Hauteur verticale.	49,5 et 46,5	48,0
Longueur frontale.	59,5 et 63,2	61,3
Largeur maxima.	64,2 et 70 a	67,1

PROPORTIONS DU SQUELETTE DES MEMBRES. — Le matériel dont je dispose pour l'étude de *E. (A.) Santae-Elenae* ne comporte qu'un petit nombre d'exemplaires de chacun des éléments squelettiques, et ces pièces appartiennent à des individus différents. Dans ces conditions, il peut sembler prématuré de tenter, dès à présent, une étude biométrique en vue d'établir les proportions relatives de chacun des os. Je répète cependant que l'espèce littorale, au contraire de celles des Andes, paraît présenter une marge de variabilité assez faible. Il en résulte que, s'il est vrai qu'ils n'offrent pas une rigueur absolue, les indices basés sur ce premier matériel donnent déjà d'intéressantes indications sur les proportions de l'animal et sur ses remarquables analogies avec *E. (A.) Andium*, malgré un milieu de vie très différent.

Pour les raisons exprimées antérieurement, j'effectuerai mes comparaisons en remplaçant les diverses dimensions par un indice obtenu en donnant une valeur conventionnelle de 100 à la longueur du fémur mesurée depuis la tête articulaire.

En ce qui concerne les proportions générales des segments des membres, j'ai inclus précédemment dans le tableau XIII, p. 282, les caractéristiques de *E. (A.) Santae-Elenae*. On est frappé immédiatement, dans l'examen de ce tableau, par la presque égalité des indices relatifs aux espèces *Santae-Elenae* et *Andium*. Au contraire, ceux des divers groupes d'Équidés actuels sont notablement différents. Comme l'espèce andine, le fossile de La Carolina se singularise par un raccourcissement remarquable du radius et des métapodes, et cette réduction atteint pratiquement le même degré chez les deux Chevaux du Pléistocène supérieur équatorien. J'ajouterai même que les quelques petites différences constatées dans la longueur de certains os, par exemple le tibia et l'humérus, ne sont pas significatives : elles pourraient s'expliquer simplement par le fait que le fémur qui a servi de base aux indices de *E. (A.) Santae-Elenae* appartiendrait à un individu légèrement plus fort que la moyenne.

Une comparaison plus détaillée peut être faite à partir des données figurées dans le tableau XIV, p. 284-285, où les indices concernant *E. (A.) Santae-Elenae* ont été portés dans la colonne A 2.

L'humérus accuse une longueur relative qui concorde avec celle des différents *Equus s. l.*, mais qui reste cependant légèrement plus faible que chez toutes les espèces de comparaison. Cette position extrême du fossile carolinien peut s'expliquer par la légère imprécision qui affecte ses indices, et n'est donc pas significative dans l'état actuel de nos connaissances. Par contre, les proportions de l'os révélées par la comparaison des différents indices de l'humérus sont pratiquement identiques à celles de *E. (A.) Andium*. A longueur égale, la pièce est plus développée transversalement que chez les divers Équidés actuels. On remarquera aussi qu'à l'extrémité distale l'épaisseur est légèrement inférieure à la largeur, contrairement à ce qui s'observe chez les vrais Chevaux.

La longueur relative du radius est égale à celle de l'espèce andine. Elle accuse donc, par rapport aux formes vivantes, le même degré de raccourcissement. Par contre ses dimensions transversales, tout en restant un peu au-dessous de celles de *E. (A.) Andium*, se placent parmi les chiffres les plus forts observés chez les Équidés modernes. Il en résulte que le radius de *E. (A.) Santae-Elenae* possède des proportions exceptionnellement lourdes.

Le canon antérieur est également très caractéristique. Sa longueur relative, identique à celle de *E. (A.) Andium*, est extraordinairement faible par rapport à celle des Équidés actuels. Mais il conserve des dimensions transversales et dorso-plantaires très comparables. Il semble qu'il soit très légèrement plus étroit et plus épais que celui de l'espèce andine. Mais il est possible que cette petite différence traduise en fait l'existence, chez cette dernière, d'un dimorphisme sexuel déjà signalé : l'exagération de la largeur du canon chez les mâles de *E. (A.) Andium* aurait pour effet de relever la valeur moyenne des indices transversaux.

La 1^{re} phalange antérieure a proportionnellement la même longueur que chez *E. (A.) Andium*,

mais elle est un peu moins forte proximale, aussi bien en longueur qu'en épaisseur. Les autres indices sont pratiquement identiques dans les deux espèces fossiles.

La 2^e phalange présente sensiblement les mêmes proportions que chez *E. (A.) Andium* ; dans l'ensemble elle est un peu plus faible, mais les différences sont minimales et ne sont peut-être pas significatives. Il serait intéressant de pouvoir la comparer sur des bases chiffrées avec celle de *E. (A.) neogaeus* qui, d'après la figure donnée par J. Boas [1881, fig. 11, pl. II], paraît relativement plus large.

La 3^e phalange est très comparable à celle de *E. (A.) Andium*, bien qu'un peu plus élevée et plus étroite : cette différence dans ses proportions va à l'inverse de ce qu'on aurait pu attendre en comparant cette espèce de plaine à une forme de montagne. La même phalange est très distincte de celle du Cheval : pour une même longueur antéro-postérieure, elle montre une augmentation de 12 % de la hauteur et une diminution de 22 % de la largeur.

Les proportions propres du fémur sont encore très semblables à celles du fossile puninien. La faible différence dans la longueur totale (1 % en plus, par rapport à *E. Andium* ; 1 % en moins, par rapport à *E. caballus*) est cependant significative : elle traduit un développement vertical du grand trochanter intermédiaire entre ces deux espèces ; elle serait beaucoup plus notable si elle était rapportée à la longueur propre du trochanter. La largeur proximale de l'os est particulièrement élevée et dépasse celle de toutes les espèces de comparaison, y compris *E. (A.) Andium*.

La rotule, un peu plus forte que chez le Cheval, paraît moins volumineuse en moyenne que chez le fossile andin ou que chez les Zébrins actuels.

Les indices du tibia sont systématiquement plus faibles que ceux trouvés chez *E. (A.) Andium*. La différence correspond environ à 5 % pour chacun d'entre eux, et indique donc des proportions propres très voisines. Il serait étrange que le fossile carolinien eût possédé un tibia construit comme celui de *E. (A.) Andium*, mais réduit proportionnellement dans toutes ses dimensions. Il est beaucoup plus probable, d'après les réserves antérieurement formulées, que le fémur qui a servi de base pour établir les indices appartient à un animal un peu plus fort que ceux auxquels se rapportent les deux tibias mesurés. La différence serait d'ailleurs très diminuée si, au lieu d'avoir utilisé la moyenne des deux dernières pièces, j'avais seulement considéré la plus grande pour calculer les indices.

Le même raisonnement vaut peut-être pour le calcanéum, connu par un seul exemplaire complet, lequel paraît moins fort que chez *E. (A.) Andium*, alors que ses proportions propres sont comparables. C'est d'autant plus probable que l'astragale, connue par plusieurs pièces, est parfaitement concordante, dans ses dimensions relatives, avec les divers *Equus s. l.* considérés.

Comme le métacarpien, le métatarsien central de l'espèce carolinienne concorde remarquablement avec celui de *E. (A.) Andium*. Il est seulement un peu moins épais dans ses parties proximale et moyenne, un peu plus épais distalement. Il s'éloigne catégoriquement de celui des Zébrins, des Chevaux et surtout des Anes par son raccourcissement considérable, et son alourdissement relatif. Le rapport de ce segment avec le métapode antérieur, égal à 1,13, est comparable à celui des sous-genres *Amerhippus*, *Quagga*, *Pseudoquagga* et *Hippotigris* ; il est nettement supérieur dans les autres divisions du genre *Equus* (voir tableau XII, p. 281).

La 1^{re} phalange postérieure est construite comme celle de *E. (A.) Andium*, mais paraît un peu moins large par rapport à sa longueur. Le léger abaissement systématique de tous ses indices, par rapport à ceux de l'espèce andine, relève certainement de l'explication proposée pour le tibia et le calcanéum.

La 2^e phalange est également très semblable à celle de l'espèce puninienne, avec cependant une largeur distale moindre.

La phalange distale est un peu plus large que celle de *E. (A.) Andium*. Elle est beaucoup plus haute et plus étroite que chez *E. caballus*. Elle diffère de celle des Zèbres vrais par sa taille plus forte et par sa morphologie très distincte. Comparée à celle des autres Zébrins, elle se révèle relativement plus longue, plus haute et plus étroite.

Equus (Amerhippus) Martinei (SPILLMANN 1938).

Fig.-texte 77, 82-83, 90-91 et 93.

= *Neohippus martinei* F. SPILLMANN [1938, p. 382-384, fig. 1 B, p. 380].

= *Amerhippus Martinei* (SPILLMANN). R. Hoffstetter [1950 a, p. 430-431, 445, 447].

MATÉRIEL ET GISEMENTS. — Lors de la construction de la route qui traverse la quebrada du río Chiche, à l'E de Quito (17 de la carte), une explosion de dynamite mit à jour un certain nombre de fossiles, recueillis par F. Spillmann. Parmi ceux-ci, l'auteur signale des restes d'un Cheval auquel il attribue le nom de *Neohippus martinei*. La publication originale mentionne des fragments relativement bien conservés de la base du crâne et des parties du squelette d'un même individu, qui constitue le matériel type de l'espèce. F. Spillmann lui rapporte également un fragment de maxillaire avec dents, provenant du río Ambato, plus au S.

La désignation de la pièce type n'a pas été faite formellement. Elle est un peu délicate. J'ai retrouvé, en partie dans la collection Spillmann, en partie dans les caves de l'Université centrale, la presque totalité de la récolte du río Chiche, bien reconnaissable par son mode de conservation ; en particulier ses craquelures superficielles, consolidées ultérieurement et ses masses de matériel volcanique adhérent sont très caractéristiques.

Le Cheval fossile y est représenté certainement par plusieurs individus, contrairement à ce qu'a cru F. Spillmann. En effet, on y note deux parties distales d'humérus droits, deux tibias gauches, trois molariformes isolées que leur degré d'usure ne permet pas d'attribuer à un même individu, etc. Il semble cependant, après avoir écarté les quelques pièces incompatibles, que le reste du lot puisse être considéré comme un seul exemplaire, dont les os sont bien concordants, et qui a reçu le n° V. 543¹ dans les collections de l'EPN. La base du crâne citée par F. Spillmann n'a pas été retrouvée. Les pièces conservées de l'individu type sont les suivantes :

V. 543 : atlas incomplet, 4^e vertèbre cervicale incomplète, 7^e cervicale, diverses vertèbres dorsales et lombaires en mauvais état, fragment de l'omoplate droite (fig. 77 C), parties proximale et distale de l'humérus droit (fig. 77 F), partie distale de l'humérus gauche, olécrâne du cubitus droit, partie distale du métacarpien III droit, fragment proximal du métacarpien III gauche, partie proximale du métacarpien II droit, première phalange antérieure gauche (fig. 91), fémur gauche détérioré (fig. 82 C), les deux tibias, métatarsien III droit, *lectotype* (fig. 83 B), 1^{re} phalange postérieure droite incomplète.

Il faut y ajouter les trois dents déjà mentionnées et desquelles l'une peut appartenir au même individu, sans qu'il soit possible de choisir. Elles ont reçu les numéros : V. 543 A : une P³ gauche moyennement usée (fig. 90 C) ; V. 543 B : une M² gauche peu usée (fig. 90 D) ; V. 543 C : une M³ gauche très usée obliquement (fig. 90 E).

Enfin la même récolte comprend des pièces qui peuvent appartenir à un second individu, pratiquement identique, V. 544 : une partie distale d'humérus droit ; un tibia gauche (fig. 82 E).

Étant donné le doute qui subsiste pour l'attribution de certaines de ces pièces à l'individu type de l'espèce, je choisirai comme *lectotype* le métatarsien III droit, qui a été décrit et mesuré par F. Spillmann [1938, p. 383] sous le nom de « metacarpus », et qui constitue une des pièces les plus caractéristiques de l'espèce.

1. Une erreur typographique lui a attribué le n° V. 554 dans ma publication antérieure [1950 a, p. 431].

La seconde pièce originale, trouvée au río Ambato (gis. 26) est un fragment de palais d'un animal d'environ 5 ans, avec la série dentaire gauche P^3-M^3 . Elle figure dans les collections de l'EPN sous le n° V. 542. Sa forte taille la place un peu au delà des limites de variation de *E. (A.) Andium* et son niveau est apparemment assez ancien. Il est donc assez légitime d'accepter l'interprétation de F. Spillmann, selon laquelle il s'agirait de l'espèce précédente. Ce dernier auteur [1938, fig. 1 B] a figuré la « P^4 » de cet échantillon. On pourra se rendre compte, par comparaison avec notre figure 90 A qui représente la série entière, que le dessin de F. Spillmann ne concorde avec aucune des dents de l'original, mais qu'il rappelle plutôt la M^1 de celui-ci.

De mon côté, j'ai rencontré dans deux gisements différents de la Sierra équatorienne des dents d'un Cheval fossile plus fort que *E. (A.) Andium*, et qui pourrait être *Martinei*. Il s'agit d'abord de Calderón (gis. 9 b) où j'ai récolté les 3 prémolaires droites (V. 550, fig. 90 B) d'un même individu d'âge avancé ; d'autre part dans la quebrada Alpamala (gis. 23), j'ai trouvé une branche mandibulaire droite (V. 541) avec les molariformes, et un fragment de maxillaire gauche (V. 547) avec la série P^3-M^3 , les deux pièces passablement détériorées. Je considérerai ces différents restes comme appartenant à l'espèce *Martinei*, mais seule, dans ces cas comme dans celui du gisement d'Ambato, la trouvaille d'os des membres associés aux dents pourra confirmer ou infirmer cette interprétation.

NIVEAU GÉOLOGIQUE. — F. Spillmann rapportait *E. (A.) Andium* à la 1^{re} Glaciation et considérait *E. (A.) Martinei* comme un descendant du précédent, plus récent, dont la forte taille s'expliquerait par des conditions de vie meilleures. En fait, le gisement du río Chiche, type du Chichéen, dont il a été question plus haut, appartient certainement à un Interglaciaire ancien, le premier ou le second. La présence d'abondants matériaux volcaniques associés aux os me conduit à attribuer ces fossiles au 2^e Interglaciaire de W. Sauer. Par contre *E. (A.) Andium*, assurément plus récent, appartient indiscutablement au troisième (Puninien).

Il est plus difficile de se prononcer au sujet du gisement du río Ambato, qui n'est pas exactement localisé. F. Spillmann dit avoir trouvé la pièce fossile au-dessus de bancs de conglomérats « pliocènes », lesquels pourraient représenter le Pluvio-glaciaire ou le premier Interglaciaire de W. Sauer. Là encore, il n'est pas impossible qu'il s'agisse du 2^e Interglaciaire.

Je n'ai pas d'opinion précise en ce qui concerne l'âge des trois pièces que j'ai récoltées moi-même à Calderón et à Alpamala. Les trouvailles ont eu lieu au début de mon séjour en Équateur, quand j'étais peu familiarisé avec la stratigraphie confuse du Quaternaire andin. Les couches d'où proviennent les pièces sont riches en matériaux volcaniques, pulvérulents ou consolidés. Aucune faune associée ne permet de discuter l'âge des gisements sur des bases paléontologiques. Il est cependant vraisemblable que là encore il puisse s'agir du Chichéen.

LA DENTITION. — Le crâne de l'espèce est inconnu, puisque même le fragment signalé par F. Spillmann n'a pas été décrit et qu'il est aujourd'hui perdu.

En ce qui concerne les dents, les seules pièces sûres sont les 3 molariformes, en mauvais état, qui proviennent du gisement type du río Chiche et appartiennent au matériel original. Les autres, trouvées à Calderón, Alpamala et Ambato, ne sont rattachées qu'avec quelques réserves à *E. (A.) Martinei*, leur taille étant le seul argument qu'on puisse invoquer. Dans l'ensemble, leurs dimensions se trouvent auprès — en deçà ou au delà — des limites supérieures de variation de *E. (A.) Andium*. Morphologiquement, elles ne se distinguent pas de cette dernière espèce. On y retrouve toutes les caractéristiques générales du sous-genre *Amerhippus*. Des discordances s'observent entre les différentes pièces en ce qui concerne la taille de M^3 : cette dent est assez forte dans l'exemplaire du río Chiche ; elle est un peu plus faible dans celui d'Alpamala, et particu-

lièrement réduite dans celui du río Ambato, qui à cet égard est plus semblable à *E. (A.) Andium*. Mais il n'est pas impossible qu'une forte variation individuelle puisse expliquer ces différences, surtout si l'on remarque que la dernière molaire est la dent dont la taille varie le plus à l'intérieur d'une même espèce.

Les 3 molaires occupent une longueur de 71,5 dans l'exemplaire d'Ambato et 73 dans celui d'Alpamala, tandis que le chiffre le plus fort observé chez *E. (A.) Andium* est 70,5. Les trois prémolaires de Calderón, fortement usées, mesurent 93 de longueur, tandis qu'un seul exemplaire exceptionnel de *E. (A.) Andium* de Punín atteint 92,5. Les deux dernières prémolaires P³-P⁴ mesurent 56,6, 56,4 et 56,3 de longueur totale dans les trois exemplaires de Calderón, Alpamala et Ambato, et sont donc parfaitement concordantes.

Les mesures individuelles des molariformes connues sont les suivantes :

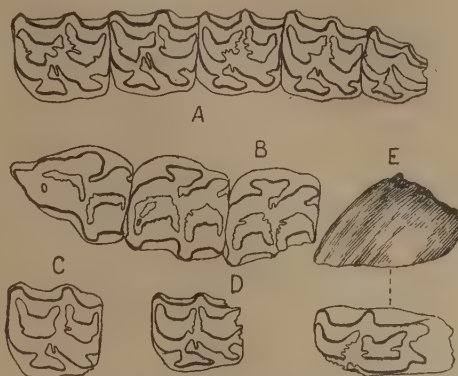


FIG. 90. — *Equus (Amerhippus) Martinei* (SPILLM.).
Séries molariformes supérieures. $\times 1/2$.

A : V. 542, série P3-M3 gauche, paratype, Río Ambato (Tungurahua). — B : V. 550, série P2-P4 droite, Calderón (Pichincha). — C : V. 543 A, P3 g. ; D : V. 543 B, M2 g. ; E : V. 543 C, M3 g. usée obliquement ; topotypes, Chichéen, Río Chiche (Pichincha).

TABLEAU XV

Longueurs (L) et largeurs (l) des dents molariformes de *Equus (Amerhippus) Martinei*.

	P ²		P ³		P ⁴		M ¹		M ²		M ³	
	L	l	L	l	L	l	L	l	L	l	L	l
Río Chiche V. 543 A,B,C			28,7	28,8					27,7	24	29 a ¹	
Río Ambato V. 542.			29,1	28,5	27,2	28,5	25	28,1	25	26,2	23,3	21,3
Alpamala ² V. 547.			29		26,5		22,8		23,4		25,2	
Calderón V. 550.	37	30	29,8	30,9	27	31						

Certaines différences peuvent être attribuées à des variations individuelles : ce peut être le cas des M² qui paraissent être les moins constantes. D'autres sont dues à l'âge : c'est ainsi que la M² du río Chiche appartient à un individu assez jeune et sa table d'usure est encore plus longue que large, alors que le rapport s'inverse avec l'âge ; la faible usure de la M³ du río Ambato explique aussi en partie la taille réduite de sa surface masticatrice.

Les détails des replis d'émail de ces dents peuvent être observés dans la figure 90. Je n'y trouve pas de caractéristiques propres à cette espèce.

Il en est de même de la série inférieure trouvée à Alpamala. Cette pièce, qui comprend une partie de branche mandibulaire et les 6 molariformes, est tout à fait comparable à celle d'un des plus grands exemplaires de *E. (A.) Andium*.

1. L'usure de cette pièce étant anormalement oblique, sa surface masticatrice atteint 40 de long ; le chiffre indiqué ci-dessus correspond à la longueur antéro-postérieure mesurée perpendiculairement au fût de la dent.

2. Les dents de cet échantillon ont leur élément en grande partie détruit, ce qui ne permet pas de donner des valeurs précises de la largeur.

Nous sommes conduits à reconnaître, une fois de plus, combien décevante est l'étude de la morphologie dentaire dans la séparation spécifique des Équidés. Et ceci souligne singulièrement le danger qu'il y a à créer des espèces de Chevaux sur de simples dents. Par contre, nous verrons que l'ostéologie de *E. (A.) Martinei* était clairement distincte de celle des autres espèces fossiles équatoriennes.

LE SQUELETTE. — Les seuls éléments squelettiques connus de *E. (A.) Martinei* appartiennent à l'unique récolte qui ait été faite dans le gisement type du río Chiche.

Dans l'ensemble, les os montrent des dimensions longitudinales intermédiaires entre celles de *E. (A.) Andium* et celles de *E. (A.) Santae-Elenae*. Mais leurs dimensions transversales sont presque toutes nettement plus fortes. Cette particularité confère au squelette de *E. (A.) Martinei* une allure excessivement lourde, qui n'est pas sans rappeler celle du genre *Hippidion*. Mais les caractères morphologiques sont bien ceux d'un *Equus s. l.*, et ils s'accordent avec le sous-genre *Amerhippus* plus qu'avec tout autre.

Je donnerai, au cours de la description, les dimensions principales des différentes pièces connues. Les indices correspondants, obtenus en donnant à la longueur du fémur une valeur conventionnelle de 100, ont été inclus dans les tableaux XIII (p. 282) et XIV (p. 284-285); ils permettront d'effectuer une comparaison avec les autres fossiles équatoriens et avec divers Équidés actuels. Ces indices sont dignes de foi puisqu'ils sont établis à partir de pièces qui semblent appartenir à un même individu; la présence dans la même récolte d'un second individu n'influe d'ailleurs pas sur les résultats puisque les quelques pièces répétées sont pratiquement identiques.

L'atlas, qui est très incomplet, présente cependant intacte la surface d'articulation crânienne. Celle-ci a une largeur de 88, qui correspond à un indice de 26,3 par rapport à la longueur du fémur. Ce dernier chiffre surpasse les indices homologues trouvés chez *E. (A.) Andium* (25,1), chez le Cheval domestique (25,2) ou chez les représentants des sous-genres *Hippotigris* (23,2-25,3), *Dolichohippus* (22,8) et *Quagga* (24,3-25,6). Il indique donc pour *E. (A.) Martinei* des condyles occipitaux particulièrement puissants. Il est probable que ce caractère était corrélatif d'une tête pesante, davantage que chez les différentes formes de comparaison.

La 4^e vertèbre cervicale atteint 108 de longueur mesurée sur les zygapophyses. Par rapport au fémur, cette pièce est relativement plus longue que celle des autres *Amerhippus*, moins cependant que chez le Cheval ou le Zèbre de Grévy. Mais c'est aux premiers qu'elle se rattache par sa morphologie car elle est incomparablement plus large que celle du Cheval; elle est cependant trop détériorée pour qu'on puisse traduire en chiffres ses proportions. Il en résulte que son augmentation de longueur ne correspond pas à une simple élongation, mais plutôt à une amplification générale, sans doute en relation avec une tête puissante.

La 7^e cervicale, mieux conservée, répond aux dimensions suivantes :

Longueur sur les zygapophyses : 71. — Largeur sur les prézygapophyses : 88,8. — Largeur sur les postzygapophyses : 80,5.

Cette pièce est relativement plus courte et plus large que chez toutes les formes de comparaison, y compris *E. (A.) Andium*.

Le fragment d'omoplate (fig. 77 C) présente une morphologie comparable à celle des autres *Amerhippus*. Il mesure :

Largeur au niveau du *tuber scapulae* : 93,3. — Largeur minima du col : 59 a. — Cavité glénoïde : grand diamètre : 60,5; petit diamètre : 49,5.

Ses indices par rapport au fémur sont élevés dans l'ensemble.

Aucun humérus complet n'est conservé. Même les deux moitiés d'un même exemplaire qui font partie de l'individu type ne montrent pas de contacts satisfaisants. Il semble cependant que la partie manquante soit insignifiante, et une reconstitution (fig. 77 F) conduit à lui attribuer un indice de longueur parfaitement concordant avec *E. (A.) Andium*. Ses dimensions sont les suivantes :

Longueur, sur la tête articulaire : 254 a. — Largeur proximale : 102 a. — Largeur distale : 81,8. — Épaisseur distale (perpendiculaire au bord antérieur) : 74,2.

Dans ses proportions, cet os exagère encore les particularités des autres *Amerhippus* : l'élargissement de ses épiphyses dépasse les valeurs trouvées chez les diverses formes de comparaison. On y retrouve les détails morphologiques signalés chez les autres fossiles équatoriens : l'insertion du muscle brachial se termine par une dépression bien marquée située sous le trochin ; la gouttière de torsion est relativement étroite et profonde ; à l'angle antéro-interne de l'articulation distale, on observe un tubercule bien marqué. Enfin, l'épitrachée est rabattue sur la cavité olécranienne, de sorte que l'épaisseur distale est nettement inférieure à la largeur ; on notera cependant que, comme conséquence de la dilatation des épiphyses, l'indice de l'épaisseur distale est un peu plus fort que chez *E. caballus* ; mais la largeur a subi une augmentation plus grande encore, ce qui maintient les proportions habituelles de *Amerhippus*.

Le radius est inconnu et le cubitus n'est représenté que par un fragment d'olécrâne. La morphologie de ce dernier est semblable à celle de l'espèce puninienne.

Le canon antérieur n'est représenté que par des fragments. Sa longueur totale peut être estimée approximativement, soit à partir de celle du fémur, soit par comparaison avec le métatarsien. Étant donné que, chez les deux autres *Amerhippus* équatoriens, le métacarpien équivaut à environ 55 % de la longueur du fémur, la même proportion conduirait à attribuer une longueur de 184 au canon antérieur de *E. (A.) Martinei* ; dans ce cas, le rapport métatarse/métacarpe serait égal à 1,17 c'est-à-dire comparable à celui des vrais Chevaux. Au contraire *E. (A.) Andium* et *E. (A.) Santae-Elenae* répondent aux chiffres de 1,12-1,13 pour ce dernier rapport, ce qui signifie que le métatarsien est un peu plus court comparé au métacarpien. Si, comme il est vraisemblable, *E. (A.) Martinei* possédait le même rapport, son canon antérieur aurait atteint une longueur de 192. Cette dernière estimation est la plus probable, car le Cheval chichéen présente un métatarse un peu plus long par rapport au fémur que les autres *Amerhippus* équatoriens ; il est donc légitime de penser que la patte antérieure présentait une différence analogue. Bien entendu, cette discussion, qui porte sur un écart de 8 mm, n'a d'importance que lorsqu'on considère les valeurs relatives ; à l'intérieur de l'espèce, les variations individuelles ont pu dépasser cette marge, mais en conservant un rapport sensiblement constant avec le métatarsien. Les dimensions de la pièce étudiée sont les suivantes :

Longueur (calculée) : 192 ? — Largeur au milieu : 40,1. — Largeur sur les tubercules latéro-distaux : 47,4. — Épaisseur au milieu : 28,1. — Épaisseur distale : 35,8.

Les indices correspondants aux largeurs et épaisseurs mesurables attribuent au canon antérieur de *E. (A.) Martinei* une position extrême parmi les formes comparées. Ils indiquent, par rapport à *E. (A.) Andium*, un élargissement de 17 % au milieu et 10 % à l'extrémité, et un épaississement de 15 % au milieu et 12 % à l'extrémité. Ceci est en rapport, comme nous allons le voir, avec un développement du doigt beaucoup plus important.

La partie proximale conservée du métacarpien II (stylet interne) est incomparablement plus puissante que la pièce correspondante du Cheval. Ses détails morphologiques l'éloignent aussi de *Equus s. s.* pour la rapprocher de *Amerhippus*. Mais ses proportions exagèrent encore l'aspect connu chez *E. (A.) Andium*.

La première phalange antérieure (fig. 91) est remarquable par son aspect lourd. Ses dimensions sont les suivantes :

Longueur : 77,5. — Largeur proximale : 51,4. — Largeur minima : 36,3. — Largeur sur les tubercules latéro-distaux : 45,4. — Largeur de l'articulation distale : 44. — Épaisseur proximale : 36,8. — Épaisseur distale : 28,9.

Si l'on considère les indices correspondants, on remarque d'abord que cette pièce est relativement plus longue (5 à 6 %) que chez les autres fossiles équatoriens, ce qui concorde d'ailleurs



FIG. 91. — *Equus (Amerhippus) Martinei* (SPILLM.). EPN. V. 543. Phalange proximale antérieure gauche. $\times 1/2$. Chichéen, Rio Chiche (Pichincha).

avec l'hypothèse antérieure selon laquelle le métacarpien serait également un peu plus long. Elle est plus comparable, quant à sa longueur, avec celle des Zèbres vrais ou des Chevaux, mais reste plus courte que celle des Couaggas et Pseudo-Couaggas ou du Zèbre de Grévy. Mais ses indices transversaux et dorso-plantaires sont remarquablement élevés, et placent le Cheval chichéen en position extrême parmi les *Equus s. l.*

La pièce précédente, et surtout les dimensions de son articulation distale, suggèrent l'existence de phalanges moyenne et unguéale particulièrement fortes, ce que le matériel connu ne permet pas de confirmer.

Le seul fémur conservé (fig. 82 C) est très détérioré. Il permet heureusement de mesurer avec une bonne précision sa longueur depuis la tête articulaire, qui nous a servi d'étalon pour les comparaisons des diverses espèces. Les dimensions sont les suivantes :

Longueur, sur la tête articulaire : 334. — Largeur proximale : 116⁺. — Largeur distale : 96.

La largeur distale, mesurée sur des surfaces intactes, donne un indice un peu supérieur à celui des diverses formes de comparaison. Par contre, la largeur proximale n'est qu'approximative, étant donné les détériorations de cette région, de sorte que l'indice correspondant ne permet pas de tirer de conclusions. Les détails morphologiques de la pièce ne sont guère analysables, mais, dans l'ensemble, l'os est très comparable à celui des plus grands exemplaires connus de *E. (A.) Andium*. On remarquera, une fois de plus que, de tous les éléments squelettiques des Chevaux, le fémur est celui qui varie le moins d'une espèce à l'autre.

Le tibia (fig. 82 E) est représenté par 3 exemplaires dont un très satisfaisant. Ils sont presque identiques en ce qui concerne leurs détails morphologiques et leurs dimensions :

Longueur totale : 329,5. — Largeur proximale : 102. — Largeur au milieu : 50,2. — Largeur distale : 79,7.

Le rapport tibia/fémur est le même que chez *E. (A.) Andium*. Chez cette pièce, comme chez tous les autres éléments, les indices transversaux, comme aussi les indices d'épaisseur non indiqués dans le tableau, sont exceptionnellement élevés, en concordance avec l'aspect trapu de l'os que l'on peut observer dans la figure. On y retrouve les différentes caractéristiques morphologiques déjà signalées chez les autres *Amerhippus* : prolongement de la *crista tibiae* ; importance de la dépression pour le ligament rotulien médian ; présence d'un tubercule au cinquième inférieur du bord interne de la face antérieure ; face postérieure assez plane ; partie malléolaire du péroné moins complètement soudée et prolongée plus haut ; saillant postérieur de l'extrémité distale moins développée que chez le Cheval.

Le canon postérieur (fig. 83 B) constitue le lectotype de l'espèce. C'est cette pièce que F. Spillmann a prise pour un métacarpien, sans doute à cause de ses proportions trapues qui apparaissent dans les dimensions suivantes :

Longueur : 216. — Largeur proximale : 53,5. — Largeur au milieu : 37. — Largeur sur les tubercules latéro-distaux : 54,5. — Largeur de l'articulation distale : 58,5. — Épaisseur proximale : 44,5. — Épaisseur au milieu : 31,5. — Épaisseur distale : 39,5.

Les indices correspondants, figurés dans le tableau XIV, révèlent des différences surprenantes avec tous les autres *Equus s. l.* La longueur totale est un peu plus forte (3 à 4 %) que chez les autres *Amerhippus* équatoriens ; elle reste cependant au-dessous de tous les chiffres relevés chez les Équidés actuels, y compris le Zèbre vrai qui se montre le moins divergent à cet égard. Mais le métatarsien chichéen allie, à cette relative brièveté, des largeurs et épaisseurs vraiment extraordinaires. Par exemple, l'indice de la largeur au milieu dépasse de 14 à 15 % les chiffres correspondants aux *Amerhippus* du Puninien et du Carolinien. Plus frappant encore est l'énorme développement de l'articulation distale, qui dépasse en largeur de 33 et 34 % celle des autres fossiles équatoriens et de 28 % (malgré une longueur diminuée de 15 %) celle du Cheval moderne. Il en résulte que, bien que les tubercules latéro-distaux soient eux-mêmes très saillants, ils sont encore débordés latéralement par la poulie distale : c'est là un caractère qui différencie nettement le canon étudié de celui des autres *Amerhippus*, et plus encore de celui des *Hippidion*, bien que ses dimensions absolues soient très voisines de celles de *H. bonaerensis*. Ce développement de l'articulation distale pourrait suggérer un rapprochement avec le sous-genre *Equus*, et l'on pourrait même qualifier ce caractère de « super-équiforme ». Mais tous les autres détails morphologiques de l'os étudié conduisent à le placer auprès des *Amerhippus*. On y note en particulier la flexion vers l'arrière de l'extrémité distale (voir fig. 83 B). Au-dessus de celle-ci, la face antérieure se creuse en une dépression plus profonde et plus étendue encore que chez les autres fossiles équatoriens ; cette fossette se singularise ici pour n'être pas divisée en deux. A la même hauteur, et sur la face postérieure, une crête mousse, qui prolonge la quille articulaire, sépare deux dépressions moins marquées que la précédente. Les tubercules latéro-distaux sont précédés par un gonflement progressif du corps de l'os, qui est dans le style *Amerhippus* ou *Hippidion*. Sur les faces latérales, entre le quart et le tiers supérieurs, on note de chaque côté une légère boursouflure, l'interne placée un peu plus bas que l'externe ; F. Spillmann en a noté la présence dans la description de son « métacarpien », ce qui prouve bien que nous avons affaire au même échantillon : il s'agit probablement des points d'insertion d'une coulisse ligamentaire transversale. La face articulaire proximale est comparable à celle des autres *Amerhippus*, mais elle est relativement plus grande, en corrélation sans doute avec un tarse extrêmement puissant.

La 1^{re} phalange postérieure est mal conservée. On y note les mêmes différences morphologiques avec l'antérieure, que nous avons détaillées plus haut à propos de *E. (A.) Andium*. Les seules dimensions qu'il soit possible de prendre sont les suivantes :

Longueur : 75 a. — Largeur au milieu : 36,8. — Largeur sur les tubercules latéro-distaux : 47. — Épaisseur proximale : 41,5.

Sur la base des indices correspondants, on voit que la longueur est un peu plus forte que chez les *Amerhippus* et qu'elle concorde avec celle du Cheval moderne. Mais la pièce fossile se singularise par sa largeur et son épaisseur, qui dépassent largement celles de toutes les espèces de comparaison. Elle concorde bien avec les caractères relevés dans la phalange antérieure et indique l'existence d'un pied robuste.

CONCLUSION. — En résumé, l'espèce *E. (A.) Martinei*, si elle est mal caractérisée par ses dents, est, au contraire, une des mieux reconnaissables par les proportions de ses pièces squelettiques. Il est très probable que d'autres particularités intéressantes pourront être relevées lorsqu'on connaîtra son crâne et ses phalanges terminales. Dès maintenant on peut conclure, comme nous l'avons dit à propos de chacun des os séparés, que le Cheval chichéen occupe une position extrême parmi tous les membres du genre *Equus s. l.*, où il représente la forme la plus lourde.

Ses proportions si aberrantes rendent même difficile son identification subgénérique. Il n'y a néanmoins aucune raison valable pour le séparer du sous-genre *Amerhippus*. Je soulignerai cependant que sa classification définitive nécessitera au moins la connaissance de ses incisives inférieures et de son vomer.

De toute façon, même s'il appartient effectivement au sous-genre *Amerhippus*, il y occupe une position très particulière. Je le considère pour ma part comme un rameau aberrant, qui ne peut avoir de relation phylogénique immédiate avec *E. (A.) Andium*, et qui s'est éteint sans descendance avant la 3^e Glaciation.

SÉPARATION SPÉCIFIQUE DES *AMERHIPPI* SUD-AMÉRICAINS.

L'étude que nous venons de faire de l'espèce *E. Martinei* montre clairement qu'il y a lieu de reviser la hiérarchie des caractéristiques taxonomiques utilisées dans la classification des Chevaux sud-américains.

On a donné beaucoup trop d'importance jusqu'ici aux dessins d'émail observés sur les dents molariformes. En fait, une étude détaillée, sur cette base, conduit à des résultats décevants, et peut provoquer des erreurs : je suis convaincu qu'une dent de Zèbre africain, à condition d'être suffisamment fossilisée, pourrait être impunément mêlée à un matériel paléontologique sud-américain, sans attirer autrement l'attention.

On a aussi beaucoup insisté, depuis la création des espèces *E. curvidens* OWEN 1844 et *E. rectidens* H. GERVAIS et AMEGHINO 1880, sur le degré de courbure des molaires. Je ne connais pas d'étude systématique, basée sur un matériel abondant, qui permette d'appuyer la valeur de ce critère. On a souvent oublié que la courbure des dents varie beaucoup suivant leur numéro d'ordre dans la dentition, chez un même individu. En fait, pour les diverses espèces, P³, par exemple, offre des caractères de « *rectidens* », tandis que M² rappelle toujours le type « *curvidens* ».

De toute façon, dans un groupe aussi homogène que celui des Chevaux, une diagnose d'espèce doit s'intéresser aux caractères de toutes les pièces du squelette et, pour chacun d'eux, elle doit fixer les marges de variations, en s'appuyant sur un matériel aussi abondant que possible provenant d'un même gisement.

A condition de leur conserver un caractère statistique indispensable, les dimensions absolues des os, leurs rapports entre eux et leurs proportions propres, constituent l'une des premières bases sur lesquelles on peut appuyer des divisions spécifiques à l'intérieur d'un sous-genre homogène comme *Amerhippus*. On peut s'aider, pour la comparaison, de représentations graphiques qui sont plus expressives et moins dangereuses à utiliser que les indices. Elles permettent de tenir compte à la fois des dimensions absolues et de leur valeur relative. Elles font apparaître en outre le caractère continu ou discontinu des variations observées.

Pour illustrer cette manière d'opérer, j'ai représenté dans les diagrammes des fig. 92 et 93 les données relatives aux métacarpiens et métatarsiens des divers *Amerhippus* sud-américains. Il s'agit en l'occurrence d'un cas favorable, car les métapodes représentent l'un des éléments les plus variables chez les Équidés ; d'autre part ce sont, parmi les os longs, ceux qu'on rencontre le plus communément intacts dans les gisements ; enfin la façon de les mesurer ne peut guère

varier d'un auteur à l'autre. J'ai donc pu utiliser simultanément des mesures effectuées par W. Branco [1883], H. Winge [1906], I. Sefve [1912], M. Boule, [1920] et moi-même¹.

Pour chaque catégorie d'os, j'ai représenté la longueur en fonction de la largeur proximale,

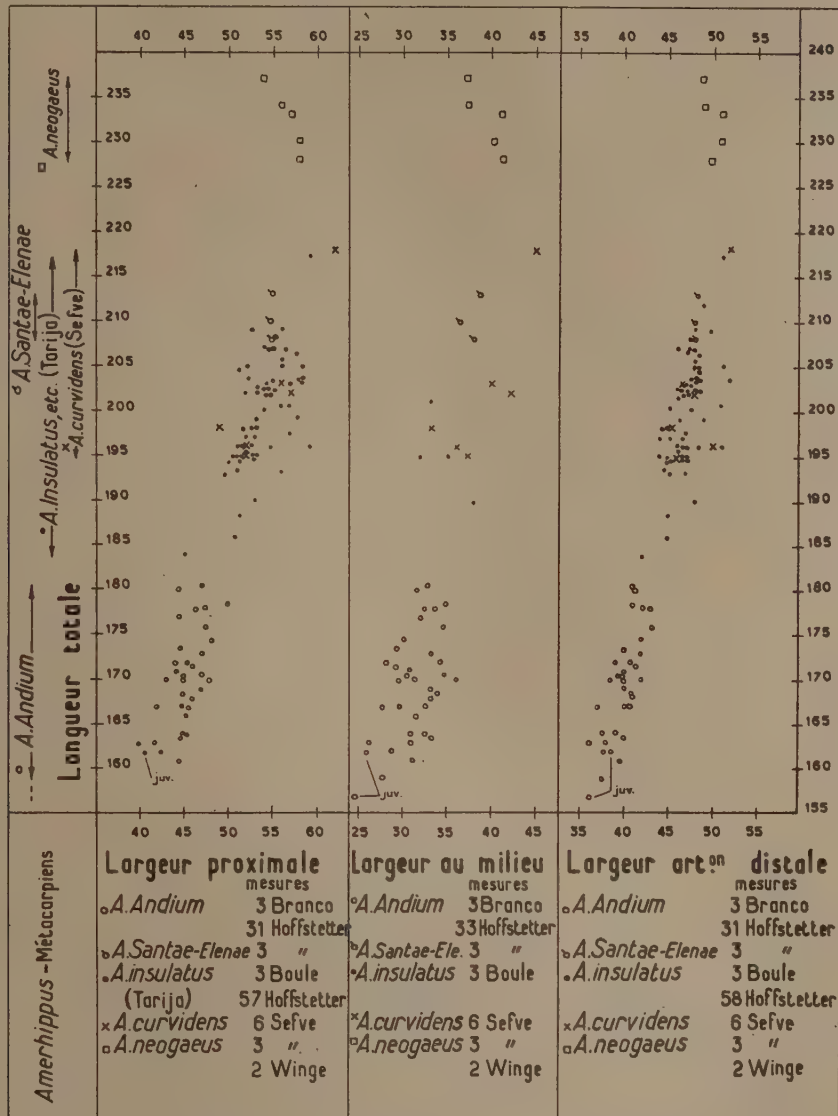


FIG. 52. — Comparaison des métacarpiens III des différentes espèces sud-américaines d'*Amerhippus*.

de la largeur au milieu de la diaphyse, et de la largeur de l'articulation distale. On voit immédiatement que les 6 graphiques sont concordants. Ils mettent en évidence 3 groupes de Chevaux qui correspondent précisément aux 3 espèces reconnues par I. Sefve.

1. Je n'ai pas cru utile de faire figurer dans les graphiques les dimensions données par F. Spillmann pour le métatarsien de son *Neohippus rivadeneirae*. On noterait immédiatement sa position singulière qui suffirait à le séparer des *Amerhippus*, mais qui concorde parfaitement avec *Equus s. s.*

Les fossiles brésiliens se détachent nettement des autres. Ils sont caractérisés d'abord par leur taille élevée, qui reste toujours au-dessus de 225 pour le canon antérieur et de 260 pour le posté-

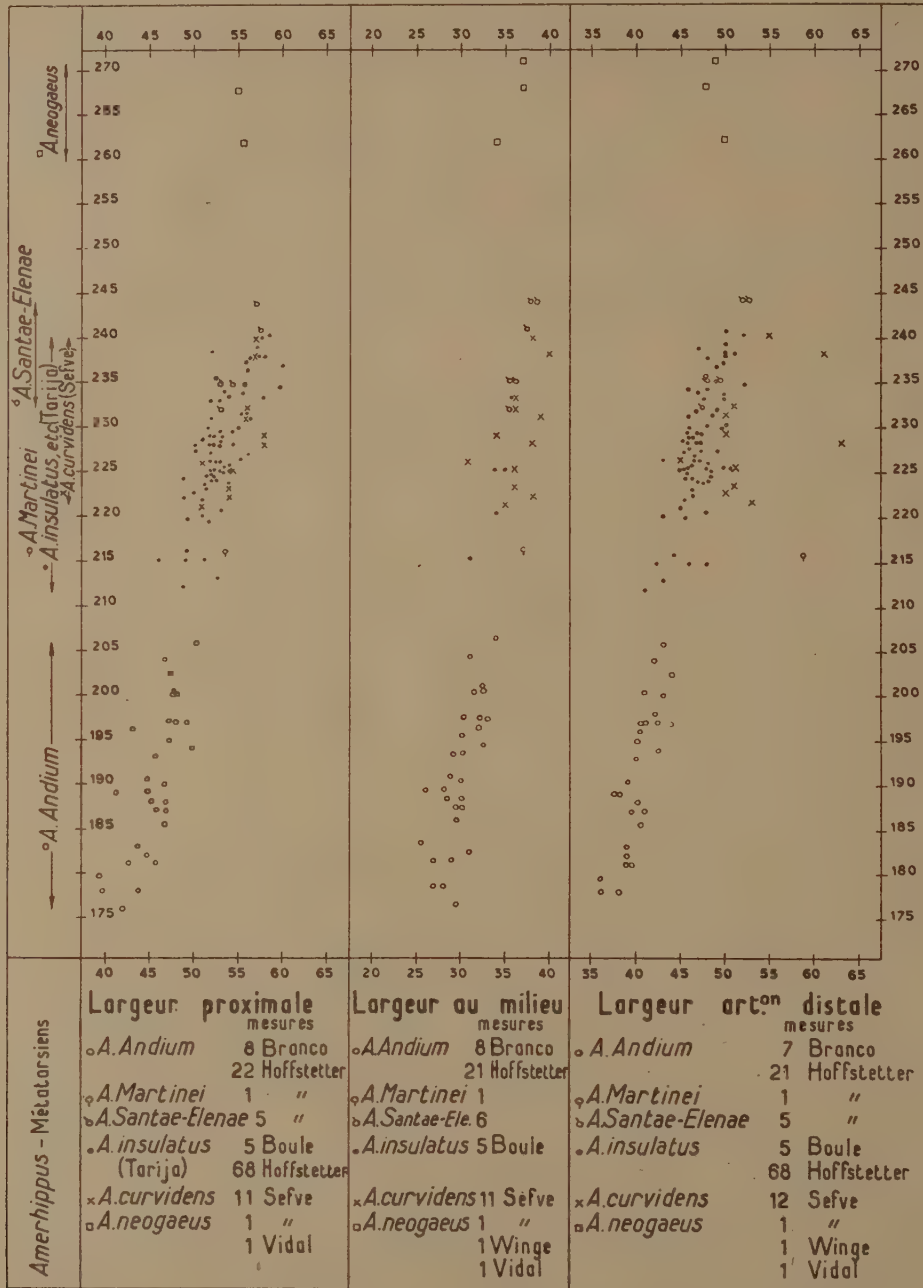


FIG. 93. — Comparaison des métatarsiens III des différentes espèces sud-américaines d'*Amerhippus*.

rieur; ces limites pourront être abaissées lorsqu'on disposera de récoltes plus abondantes; mais elles ont peu de chance d'empiéter sur les variations des autres espèces, où les chiffres les

plus forts relevés jusqu'à présent sont 218 et 244 respectivement pour les deux pièces. On remarquera, d'autre part, que les points représentatifs des fossiles brésiliens se situent toujours à gauche de l'axe de variation de l'ensemble des autres espèces : ceci traduit leurs proportions généralement plus grêles. On notera, enfin, que les pièces de Lagoa Santa étudiées par H. Winge et I. Sefve et celle de Pernambouc figurée par N. Vidal sont parfaitement concordantes. Il faut en conclure qu'une seule espèce, qui doit recevoir le nom de *E. (A.) neogaeus*, a habité la partie orientale du Brésil pendant le Pléistocène.

Le second groupe correspond aux animaux les plus petits, qui proviennent tous du Puninien des Andes équatoriennes : il s'agit de l'espèce *E. (A.) Andium*. La longueur de ses métacarpiens atteint, au plus, 181 et celle de ses métatarsiens, au plus, 206. Il est peu probable que ces limites soient sensiblement modifiées ultérieurement, étant donné l'abondance du matériel déjà observé. La répartition des points correspondants sur les graphiques est assez continue et ne permet pas de supposer la coexistence de deux espèces distinctes. On est donc conduit à reconnaître une seule forme particulièrement variable. La variation en longueur est importante et représente 12,6 % de la moyenne pour les métacarpiens et 15,7 % de la moyenne pour les métatarsiens ; mais on connaît des cas semblables chez maintes espèces actuelles. La dispersion transversale des points est plus surprenante, au moins dans un cas. Elle demeure dans des limites normales, aussi bien pour le métatarsien que pour le métacarpien, en ce qui concerne la largeur de l'articulation distale ; et l'on pourrait, dans ce cas, tracer la courbe théorique de variation de l'espèce, sans grand risque d'erreur. La dispersion est un peu plus accusée, pour les deux catégories d'os, en ce qui concerne la largeur proximale : cela tient sans doute au fait que les mesures sont prises ici sur des excroissances osseuses, qui sont toujours sujettes à de fortes variations individuelles, et qui peuvent même différer d'un côté à l'autre chez le même individu. L'explication précédente ne peut s'appliquer à la mesure de la largeur au milieu de la diaphyse ; et pourtant on observe une très forte dispersion correspondante chez les métacarpiens. Il ne semble cependant pas que l'on ait affaire à deux espèces, car alors un phénomène analogue devrait apparaître dans les autres graphiques et spécialement dans la largeur diaphysaire des métatarsiens. Il est plus probable qu'il s'agisse, comme nous l'avons déjà supposé, d'un dimorphisme sexuel : les mâles de *E. (A.) Andium* auraient eu un canon antérieur plus large que celui des femelles. Dans cette hypothèse, le graphique correspondant s'expliquerait par la superposition partielle des deux ellipses de variation qui représenteraient les deux sexes.

Entre ces deux extrêmes se situe un ensemble dont les longueurs varient de 184 à 218 pour les métacarpiens et de 212 à 244 pour les métatarsiens. Tout ce groupe a été considéré par I. Sefve comme une espèce unique : *E. curvidens*. En fait, il s'agit certainement d'un ensemble hétérogène. On remarquera de suite la forte dispersion transversale qui apparaît dans les 6 graphiques, même à l'intérieur des mesures effectuées par I. Sefve. Les plus extraordinaires concernent la largeur distale du métatarsien. Mais dans ce cas, les données très aberrantes qui apparaissent dans les chiffres de I. Sefve me font supposer que l'auteur suédois a mesuré non pas l'articulation distale, mais la largeur sur les tubercules latéro-distaux, qui est beaucoup plus variable que la précédente et qui la surpasse généralement dans les fossiles sud-américains. Il n'en reste pas moins que, même en éliminant les données de I. Sefve dans le 6^e graphique, il est impossible de considérer l'ensemble comme représentant les variations d'une seule espèce. On doit en séparer d'abord *E. (A.) Martinei*, qui allie une faible longueur du canon postérieur à une grande largeur du même os ; sa largeur distale en particulier lui confère une position tout à fait singulière ; et il apparaît plus isolé encore si l'on admet, comme je l'ai supposé, que les points extrêmes correspondant aux mesures de I. Sefve ne concernent pas la largeur de l'articulation distale. L'espèce littorale équatorienne, *E. (A.) Santae-Elenae*, est plus difficile à séparer des fossiles boliviens et

argentins ; il est remarquable cependant que ses points représentatifs sont bien groupés et alignés sur une courbe de variation évidente ; par ailleurs, sa limite de variation supérieure dépasse celle des formes australes, au moins en ce qui concerne les métatarsiens ; enfin sa moyenne de longueur est clairement supérieure à celle observée à Tarija, tandis que la largeur moyenne paraît plutôt faible. L'homogénéité du lot carolinien s'oppose à l'énorme variation constatée dans l'ensemble groupé par I. Sefve sous le nom de *E. curvidens*, et parle en faveur du démembrement de celui-ci. Quoi qu'il en soit, il faut reconnaître que les dimensions des métapodes ne permettent pas de proposer des coupures nettes à l'intérieur de ce groupe : elles en indiquent simplement l'hétérogénéité. Mais il faudra faire appel à d'autres critères pour établir la division. Il est possible, en particulier, qu'une étude comparée de la morphologie crânienne permette de séparer de bonnes espèces. Il semble par exemple que l'authentique *E. (A.) curvidens* d'Argentine, avec sa tête fortement dolichocéphale, son museau relativement étroit et élevé, s'oppose à *E. (A.) insulatus* de Tarija, qui a la même stature mais qui paraît n'être qu'un agrandissement du petit *E. (A.) Andium* de l'Équateur. Il m'est impossible de pousser plus avant la discussion, pour laquelle nous manquons encore des données indispensables en ce qui concerne les espèces australes.

Pour revenir au cadre plus étroit des fossiles équatoriens, il est satisfaisant de constater que les 3 espèces reconnues précédemment se distinguent très aisément. La considération des seuls métatarsiens suffit même pour les séparer, car les aires occupées sur les graphiques de la fig. 93 sont très éloignées. Une foule d'autres caractères distinctifs, d'ordre ostéométrique ou morphologique, pourraient être cités ; ils ont été relevés dans les descriptions précédentes.

Notre connaissance des *Amerhippus* sud-américains est encore trop incomplète pour qu'il soit possible d'aborder des considérations phylogéniques. Au sujet des Chevaux fossiles équatoriens, je répéterai cependant que les interprétations avancées par F. Spillmann sont insoutenables. En fait *E. (A.) Andium* (auquel je rattache *postremus* et *rivadeneirae*) n'apparaît qu'au 3^e Interglaciale ; il est surtout voisin de la forme bolivienne plus ancienne *E. (A.) insulatus* dont il paraît être un diminutif ; il pourrait en être le descendant, différencié essentiellement par son nanisme. L'espèce côtière *E. (A.) Santa-Elenae* rappelle surtout *E. (A.) curvidens* autant qu'on puisse en juger ; son habitat tropical rend très improbable son identité spécifique avec les formes pampeennes ou tarijéennes ; il est invraisemblable, en tout cas, que l'espèce carolinienne puisse descendre de *E. (A.) Andium* qui était son contemporain andin, et qui marque l'aboutissement d'une évolution vers le nanisme. *E. (A.) Martinei* est une espèce très distincte par ses proportions, localisée à un niveau assez ancien ; il serait absurde d'envisager son origine à partir de *E. (A.) Andium* : ce dernier est en effet plus récent, et les caractères morphologiques comparés des deux espèces s'opposent à l'idée d'une filiation directe, dans un sens ou dans l'autre ; il s'agit de deux fins de séries indépendantes, qui se sont installées dans le couloir interandin, l'une pendant le Chichéen et l'autre pendant le Puninien.

TAPIRS

La famille des *Tapiridae* n'est pas représentée dans le matériel fossile étudié ici. Cette absence est assez étrange. En effet, le genre *Tapirus* a pénétré en Amérique du Sud depuis le début des temps quaternaires. Il est à peu près constant dans les divers gisements pléistocènes de ce continent. Et il a persisté jusqu'à nos jours, en particulier sur le territoire de l'Équateur, où l'on connaît à la fois une espèce tropicale, *T. terrestris*, (L.) qui habite l'Amazonie, et une espèce de haute altitude, *T. Roulini* FISCHER, qui vit dans les Andes. On aurait donc pu s'attendre à rencontrer des restes du même genre aussi bien dans les gisements puniniens que dans ceux de la zone littorale.

SUIFORMES

C'est également pour mémoire que je cite ce groupe qui ne figure pas dans la faune fossile étudiée.

Les Pécaris ou *Tayassuinae* constituent une sous-famille des *Tayassuidae*. Ils ont évolué en Amérique du Nord depuis l'Oligocène, avec *Perchoerus* comme forme ancestrale. On les connaît en Amérique du Sud depuis le Pléistocène avec 3 genres dont 2 éteints. Le seul genre actuel, *Tayassu*, est aujourd'hui représenté dans la faune tropicale de l'Équateur, à la fois à l'E et à l'W des Andes. Mais aucun reste pléistocène n'a encore été récolté dans le pays. Son absence est explicable dans les gisements d'altitude, encore qu'elle ne soit pas obligatoire car on connaît des représentants du genre à Tarija. Par contre, la même absence est surprenante dans le gisement côtier de La Carolina.

CAMÉLIDÉS

Les Camélidés, dont le berceau et le centre principal d'évolution se situent en Amérique du Nord, ont émigré dans le continent austral probablement dès le Pliocène supérieur et se sont diversifiés localement. Les premiers restes sud-américains du groupe se rencontrent dans les étages de transition entre le Pliocène et le Quaternaire, étages qui correspondent au Chapadmalien et au Puelchéen des auteurs argentins. Ce n'est pas ici le lieu de discuter de la position stratigraphique exacte de ces formations sur lesquelles les avis sont encore partagés.

La faune actuelle sud-américaine comprend deux genres avec 4 espèces, dont 2 exclusivement domestiques aujourd'hui, toutes limitées aux zones froides, soit par la latitude, soit par l'altitude. Ce sont :

GENRE *Lama* CUVIER 1800 (= *Auchenia* ILLIGER 1811, *nec* THUNBERG 1789) ; génotype *Camelus glama* LINNÉ.

L. glama (LINNÉ 1758), le Lama. — Pléistocène : Argentine et Bolivie ; Récent en domesticité : Argentine, Bolivie, Pérou, Équateur.

L. guanicoe (MÜLLER 1776), le Guanaco ou Huanaco. — Pléistocène : Argentine ; Récent : S et W de l'Amérique australe jusqu'au Pérou.

L. pacos (LINNÉ 1758), l'Alpaca. — Pléistocène : Argentine ; Récent en domesticité : Bolivie et Pérou.

GENRE *Vicugna* GRAY 1872 ; génotype et espèce unique :

V. vicugna (MOLINA 1782), la Vigogne. — Pléistocène : Argentine et Bolivie ; Récent : NW Argentine, Andes du Nord du Chili, de Bolivie et du Pérou.

Les terrains pléistocènes contiennent des restes de Camélidés, non seulement dans la région actuellement habitée par le groupe, mais aussi dans les pampas argentines et uruguayennes et également dans la zone intertropicale (E du Brésil, Andes et côte équatoriennes). Parmi les auteurs principaux qui se sont occupés de ce groupe, il faut citer : P. W. Lund, E. Liais et H. Winge pour le Brésil ; W. Branco pour les Andes équatoriennes ; P. Gervais, F. Ameghino et M. Boule pour la Bolivie ; A. Bravard, P. Gervais, H. Gervais, F. Ameghino, H. Burmeister, D. J. López Aranguren, C. Rusconi et A. Cabrera pour l'Argentine.

Au total, on ne compte pas moins de 8 genres (*Camelotherium* A. BRAVARD 1857, *Palaeolama* P. GERVAIS 1867, *Hemiauchenia* H. GERVAIS et F. AMEGHINO 1880, *Protauchenia* W. BRANCO 1883, *Mesolama* F. AMEGHINO 1884, *Stilauchenia* F. AMEGHINO 1889, *Eulamaops* F. AMEGHINO 1889, *Neauchenia* F. AMEGHINO, 1891) et une trentaine d'espèces, créés pour les formes éteintes. Parmi ces désignations, il existe un certain nombre de *nomina nuda* et des synonymies plus nombreuses encore.

C'est le mérite de D. J. López Aranguren [1930] et de A. Cabrera [1931] d'avoir mis un peu d'ordre dans cet ensemble confus, en y apportant une notable simplification. Selon ces auteurs, un bon nombre de formes fossiles qui ont reçu un nom particulier entrent dans les espèces actuelles, qui auraient donc vécu toutes quatre à l'état sauvage durant le Pléistocène. Cette opinion s'op-

pose bien entendu aux idées anciennes selon lesquelles le Lama et l'Alpaca seraient des variétés domestiques du Guanaco sauvage.

En dehors de ces 4 espèces, A. Cabrera n'admet que 5 formes éteintes, qui toutes atteignent une taille nettement supérieure aux espèces survivantes, et dont j'indique ci-dessous la liste avec les synonymies proposées par cet auteur.

Lama Oweni (H. Gervais et Ameghino)

- = *Palaeolama Owenii* H. Gerv. et Amegh. 1880; d'Argentine
- = *Auchenia Weddellii* P. Gerv. Ameghino 1889 (*part.*, *nec* Gervais); d'Argentine
- = *Palaeolama leptognatha* Amegh. 1889 (*part.*, mandibule de la pl. 36); d'Argentine
- = *Stilauchenia Owenii* Gerv. et Amegh. Ameghino 1889; d'Argentine
- = *Lama gigantea* López Aranguren 1930; d'Argentine

Note : Cette espèce est considérée comme un *Palaeolama* par C. Rusconi [1931].

Lama angustimaxila (Ameghino)

- = *Mesolama angustimaxila* Amegh. 1884; d'Argentine
- = *Palaeolama Weddellii* P. Gerv. Boule 1920 (*nec* P. Gervais); de Bolivie (Tarija)
- = *Lama angustimaxila* (Amegh.). López Aranguren 1930

Eulamaops parallelus (Ameghino)

- = *Auchenia parallela* Amegh. 1884; d'Argentine
- = *Eulamaops parallelus* Amegh. 1889

? = *Palaeolama brevirostris* Rusconi 1930; d'Argentine

Palaeolama Weddellii (P. Gervais)

- = *Auchenia Weddellii* P. Gervais 1855; de Bolivie (Tarija)
- = *Palaeolama Weddellii* P. Gervais 1867; d'Argentine
- = *Auchenia major* Liais 1872; du Brésil (Lagoa Santa)
- = *Palaeolama Weddellii* (P. Gerv.) H. Gerv. et Amegh. 1880; d'Argentine (Buenos-Aires)
- = *Palaeolama major* H. Gerv. et Amegh. 1880; d'Argentine
- = *Hemiauchenia paradoxa* H. Gerv. et Amegh. 1880; d'Argentine
- = *Palaeolama leptognatha* Amegh. 1889 (*part.*); d'Argentine
- = *Hemiauchenia major* (Liais). López Aranguren 1930; d'Argentine et du Brésil
- = *Lama major* (H. Gerv. et Amegh.). López Aranguren 1930; d'Argentine
- = *Hemiauchenia paradoxa elongata* Rusconi 1930; d'Argentine

Protauchenia Reissi Branco 1883; des Andes équatoriennes (simplement cité).

Dans le même travail, A. Cabrera donne, pour les 4 genres qu'il reconnaît dans la partie australe de l'Amérique du Sud, la clef suivante :

- | | | | |
|---|---|---|-------------------|
| 1 | { | Séries molaires supérieures parallèles; palais sans échancrure centrale postérieure..... | <i>Eulamaops</i> |
| | | Séries molaires supérieures plus ou moins convergentes; palais profondément échancré en son bord postérieur..... | 2 |
| 2 | { | M ¹ et M ² avec une colonnette interlobulaire interne; mandibule avec la partie antérieure à la série molaire très prolongée (hauteur devant P ₄ égale à la moitié de la distance entre P ₄ et le grand orifice sous-mentonnier)..... | <i>Palaeolama</i> |
| | | M ¹ et M ² sans colonnette interlobulaire interne; mandibule avec la partie antérieure à la série molaire moins prolongée (hauteur devant P ₄ jamais inférieure à 60 % de la distance entre P ₁ et le grand orifice sous-mentonnier)..... | 3 |
| 3 | { | Incisives inférieures avec racine conique, fermée..... | <i>Lama</i> |
| | | Incisives inférieures avec racine comprimée latéralement et constamment ouverte..... | <i>Vicugna</i> |

On remarquera que, à cause de sa position géographique, le genre *Protauchenia* Branco 1883 n'est pas considéré dans cette clef. Il semble cependant que A. Cabrera l'accepte provisoirement. La plupart des auteurs le séparent de *Palaeolama* par la présence de colonnettes interlobulaires non seulement dans les molaires supérieures, mais aussi dans les inférieures.

Cette dernière conception représente un sérieux progrès sur les antérieures ; elle a en particulier le mérite de proposer des diagnoses génériques précises.

En définitive, j'estime avec A. Cabrera et les divers auteurs modernes qu'il est impossible de séparer d'autres genres dans le matériel sud-américain actuellement connu. J'ajouterai même que le genre *Protauchenia*, non discuté par l'auteur argentin, doit être inclus dans le genre *Palaeolama*. Mais, comme je le préciserai plus loin, je ne puis suivre A. Cabrera sur quelques points de synonymie, surtout en ce qui concerne les espèces de *Palaeolama*.

De toute façon, la faune équatorienne fossile, comme d'ailleurs, semble-t-il, celle de toute la zone intertropicale, ne contient aucun représentant des genres *Eulamaops*, *Lama* et *Vicugna*, qui semblent localisés dans la partie australe, tempérée ou froide, en conformité avec ce que nous savons de l'écologie actuelle des deux derniers genres. De sorte que je m'occuperai ici plus spécialement du genre *Palaeolama* (incl. *Protauchenia*).

Genre *Palaeolama* P. Gervais 1867.

- = *Auchenia* (part.) auct. : Lund [1843] ; P. Gervais [1855] ; Liais [1872] ; Winge [1906] ; non THUNBERG 1789, nec ILLIGER 1811.
- = *Lama* (part.) López Aranguren [1930] ; Cabrera [1931 b] ; nec CUVIER 1800.
- = *Palaeolama* P. Gervais [1867, p. 140. Génotype : *Auchenia Weddellii* GERV. 1867, d'Argentine, nec A. *Weddellii* GERV. 1855, de Bolivie] ; López-Aranguren [1930] ; Cabrera [1931 b ; 1935].
- = *Palaeolama* (part.) H. Gervais et Ameghino [1880] ; Ameghino [1889] ; Boule [1920] ; Rusconi [1930-31].
- = *Hemiauchenia* H. Gervais et AMEGHINO [1880, p. 121. Génotype : *H. paradoxa* GERV. et AMEGH. 1880, d'Argentine] ; Ameghino [1889] ; Boule [1920] ; López Aranguren [1930] ; Rusconi [1930].
- = *Protauchenia* BRANCO [1883, p. 110. Génotype : *Pr. Reissi* BRANCO 1883, des Andes équatoriales].

On ne peut que regretter qu'un certain nombre d'espèces, qui appartiennent incontestablement au genre ici considéré, aient été créées sur un matériel insuffisant qui ne donne pas les éléments nécessaires pour une comparaison et une discussion. Il serait en particulier nécessaire qu'une revision des Camélidés de Tarija nous fît connaître avec plus de précision cet ensemble encore confus.

Mais d'autre part, il faut reconnaître que l'on s'est peut-être hâté pour établir des synonymies, sur la base de quelques caractères compatibles, alors que d'autres n'ont pas été considérés, qui sont parfois clairement distincts. C'est ainsi que, comme je le montrerai plus loin, en plus de certains caractères dentaires, les dimensions et proportions des métapodes permettent de reconnaître des coupures évidentes dans le genre *Palaeolama*, établissant une différence nette entre l'espèce de la Pampa argentine, celle des cavernes du Brésil et plusieurs formes de la zone occidentale andine et pacifique. Et cette observation a d'importantes répercussions dans la désignation du génotype.

LE GÉNOTYPE DE PALAEOLAMA. — Le genre *Palaeolama* a été créé par P. Gervais d'après les caractères observés sur une branche mandibulaire gauche incomplète du Pampéen de la province de Buenos-Aires (MPP, coll. Seguin ; plastotype au Musée de La Plata, M. 255). P. Gervais l'a référée à son *Auchenia Weddellii* de Tarija et l'a caractérisée par la présence de deux prémolaires inférieures P₃ et P₄.

Or, en réalité, l'espèce de la pampa argentine est distincte. Elle se caractérise par des métapodes nettement plus longs et plus grêles que chez celle de Tarija ; il en est de même, quoiqu'à un moindre degré, des zygododes, surtout les antérieurs, tandis que les autres éléments squelettiques sont comparables. Il convient donc de lui attribuer le premier nom valide appliqué à un type d'Argentine, où il semble qu'une seule espèce soit représentée. La forme pampéenne a reçu les noms suivants :

Palaeolama Weddellii P. Gervais [1867], *nec Auchenia Weddellii* P. Gervais [1855] (qui est aussi un *Palaeolama*).

Palaeolama Weddellii (P. Gerv.) (part.). Gervais et Ameghino [1880].

Palaeolama major H. Gerv. et F. Amegh. [1880]¹, *nec Auchenia major* Liais [1872] (qui est aussi un *Palaeolama*).

Hemiauchenia paradoxa H. Gerv. et F. Amegh. [1880].

Palaeolama leptognatha F. Amegh. [1889].

Hemiauchenia paradoxa H. Gerv. et Amegh. M. Boule [1920].

Palaeolama Weddellii (P. Gerv.). López Aranguren [1930].

Hemiauchenia major (Liais). López Aranguren [1930].

Lama major (H. Gerv. et Amegh.). López Aranguren [1930].

Hemiauchenia paradoxa et subsp. *elongata* Rusconi [1930].

Palaeolama Weddellii (P. Gerv.) (part.). Rusconi [1930, 1931, etc...]

Palaeolama Weddellii (P. Gerv.) (part.). Cabrera [1931 b, 1935].

De sorte que le nom valable de l'espèce argentine, et par conséquent du véritable génotype de *Palaeolama*, est *Palaeolama paradoxa* (H. Gerv. et F. Amegh.) = *leptognatha* F. Ameghino. L'holotype (MPP, trép. 36), qui a été figuré pour la première fois par M. Boule [1920, fig. 64, p. 180], est un palais avec les séries molariformes supérieures. On y note l'existence d'une dent antérieure à P³ : ce peut être une P² comme l'a interprété M. Boule et comme l'a d'abord admis A. Cabrera [1931 b]; c'est plus probablement une Dp² persistante, comme l'a suggéré D. J. López Aranguren et comme l'a finalement admis A. Cabrera [1935]. Il s'agit en tout cas d'une anomalie individuelle, que l'on retrouve dans d'autres espèces comme *P. major* (Liais) et même dans d'autres genres comme *Camelus* (d'après Lesbré [1903]) ; cette particularité n'a donc aucune valeur spécifique, encore moins générique, de sorte que *Hemiauchenia* est synonyme de *Palaeolama*.

LES ESPÈCES DE PALAEOLAMA. — Dans son excellent travail de 1935, A. Cabrera n'admettait qu'une seule espèce dans le genre *Palaeolama*, espèce qui aurait habité les pampas argentines, les hautes vallées boliviennes, et aurait atteint la zone tropicale brésilienne ; elle aurait vécu depuis la base jusqu'au sommet du Pléistocène. Sans l'étudier en détail, l'auteur argentin considérait par contre *Protauchenia Reissi* Branco, des Andes équatoriennes, comme une forme distincte, au moins spécifiquement.

En fait, A. Cabrera n'a guère eu en mains que du matériel argentin, et n'a connu celui des autres régions que par quelques informations fragmentaires d'ordre bibliographique. Ceci explique amplement les divergences de vues que j'exprime ici, car je reconnais dans le genre 6 formes distinctes, que je considérerai comme espèces, mais dont certaines n'ont peut-être qu'un rang subsppécifique, ce que seule une connaissance plus complète pourra établir. Remarquons que cette diversification du genre est beaucoup plus en accord avec ce que nous savons de sa dispersion géographique. Les 6 espèces sont les suivantes :

1) *Palaeolama paradoxa* (H. Gervais et F. Ameghino 1880) (= *leptognatha* Ameghino 1889), le génotype, du Pampéen du NE de l'Argentine (Provinces de Buenos-Aires et de Santa Fe) ; selon C. Rusconi, la même espèce (sous le nom de « *P. Weddellii* ») serait connue depuis le Puelchéen. Étant donné que A. Cabrera [1935] a basé sa description de « *P. Weddellii* » sur un matériel presque uniquement argentin, il en résulte que sa monographie peut être retenue comme une excellente diagnose de *P. paradoxa*. L'espèce, qui par ailleurs est très semblable à celles de

1. Il n'est pas impossible que ce nom désigne en réalité l'espèce brésilienne, car la mandibule type appartiendrait à la coll. Seguin (MPP), dont une partie provient du Brésil. Dans ce cas, le nom de Gervais et Ameghino serait à la fois homonyme et synonyme de celui de Liais. Mais la pièce elle-même, conservée à Paris, porte simplement la provenance : « Amérique du Sud ». Par ailleurs, la plupart des auteurs ont classé sous ce nom du matériel argentin. Une étude particulière sera nécessaire pour éclairer le problème.

Bolivie et du Brésil, s'en distingue par ses métapodes plus allongés et plus grêles ; à un moindre degré, l'élongation intéresse aussi les zygapodes, surtout l'antérieur, tandis que les autres éléments squelettiques sont très comparables à ceux de la plupart des espèces du genre. De ce fait, *P. paradoxa* se caractérise par des indices métacarpo-huméral (= 118) et métatarso-fémoral (= 87) nettement supérieurs aux valeurs observées chez les Lamas et Vigognes actuels et chez les autres Paléolamas. L'espèce argentine se particularise, en outre, par un faible indice huméro-radial et par son tibia un peu plus grand que le fémur. Cette élongation des segments distaux, qui sépare *P. paradoxa* de tous les congénères, est certainement en rapport avec l'habitat de cet animal dans la pampa.

2) *P. Weddelli* (P. Gervais 1855), du Pléistocène ancien (Tarijén) de Bolivie. L'espèce a été fondée par P. Gervais sur deux fragments de métapodes (l'exemplaire de la fig. 12, pl. 10, de Gervais, décrit comme métatarsien, est un métacarpien, comme l'a remarqué A. Cabrera [1935], qui, p. 103, l'a désigné comme lectotype), une astragale, une première et une deuxième phalanges. Il suffit d'examiner le lectotype pour constater que, vers l'extrémité brisée, on observe déjà un élargissement distal, alors qu'un fragment d'égale longueur de l'élément homologue de *P. paradoxa* aurait encore ses bords parallèles. Ceci prouve, et nous allons le préciser davantage, que l'espèce bolivienne possédait des métapodes plus courts et plus forts que l'espèce argentine, et ressemblait en cela à *P. Reissi*, autre forme de montagne. On doit rattacher également à *P. Weddelli* la mandibule incomplète récoltée par E. de Carles à Tarija, et figurée sous ce nom par F. Ameghino [1902 b, pl. VI, fig. 25-26]. Appartient également à cette espèce le fragment de maxillaire avec P^4-M^1 que M. Boule figure [1920, pl. XVIII, fig. 1 et 1a] et décrit [p. 179-181] sous le nom de *Hemiauchenia cf. paradoxa*, en le considérant d'ailleurs comme une possible anomalie de *P. Weddelli*. Par contre, l'ensemble du matériel rapporté par M. Boule à *P. Weddelli* est attribué par A. Cabrera [1931 b, 1935] à *Lama angustimaxila*. Je ne suis que partiellement d'accord. En effet, il ne peut faire de doute que le radius [Boule, 1920, pl. XXI, fig. 1] et le métatarsien [*Ibid.*, pl. XXI, fig. 11] se réfèrent à *P. Weddelli*. Le premier élément est très comparable à celui de *P. major* du Brésil et de *P. Reissi* des Andes équatoriennes. Le second est pratiquement identique au métatarsien de *P. Reissi*, et bien compatible avec le métacarpien type de l'espèce *P. Weddelli*. Ces deux os indiquent simplement que l'espèce bolivienne, comme d'ailleurs les suivantes, ne présentait pas l'élongation distale des membres de *P. paradoxa* et répondait à des indices voisins de ceux du Lama actuel. Une étude ostéométrique du matériel de la collection Echazú, que je n'ai pas eu le temps de réaliser lors de mon passage à La Paz, permettrait de préciser par des chiffres ces indications. Au contraire, je suis d'accord avec A. Cabrera pour reconnaître que le tibia attribué par M. Boule [1920, pl. XXI, fig. 12] à *P. Weddelli* n'est pas compatible avec le reste du squelette, non seulement à cause de sa faible longueur, mais surtout par suite du faible élargissement de ses épiphyses. Il est plus difficile de se prononcer sur les deux séries dentaires, supérieure et inférieure, figurées par M. Boule [pl. XVIII, fig. 2-2a et 3-3a]. Leurs dimensions, un peu faibles, ne sont pas incompatibles avec celles d'autres espèces de *Palaeolama* ; en fait M^1 et M_1 sont relativement courtes, mais leur forte usure suffit pour l'expliquer. Cependant on note que les molaires supérieures sont privées de la colonnette interlobulaire (et M. Boule le souligne expressément), qui semble constante dans M^1 et M^2 des divers représentants du genre, et qui apparaît d'ailleurs dans M^1 de « *Hemiauchenia cf. paradoxa* » de M. Boule. Par ailleurs la mandibule, autant qu'on puisse en juger, présente une élongation antérieure moins accentuée que chez les divers *Palaeolama* connus. Ces particularités viennent appuyer l'opinion de A. Cabrera [1931 b] selon laquelle les deux pièces appartiendraient, non à *Palaeolama*, mais à un grand Lama. Il se peut qu'elles correspondent au tibia de la pl. XXI, fig. 12 de M. Boule. Selon A. Cabrera, il s'agirait d'un représentant bolivien de l'espèce *Lama angustimaxila*, ce qui me semble douteux.

car ce dernier auteur [1931 b, p. 114] donne comme l'un des caractères clefs, qui lui sert à séparer *L. angustimaxila* : « longueur de M_3 toujours franchement inférieure à 35 mm » ; or l'exemplaire de M. Boule mesure, d'après les figures, 32 mm de longueur de la table d'usure et 35 mm à la base de la dent. Ce n'est pas ici le lieu de discuter de cette espèce qui est d'ailleurs insuffisamment connue. De toute façon, je suivrai A. Cabrera en la considérant comme distincte de *P. Weddelli*.

3) *P. major* (E. LIAIS 1872) (*nec Palaeolama major* H. GERV. et AMEGH. 1880), du Pléistocène des cavernes de Lagoa Santa (Minas Geraes, Brésil). Il s'agit d'une espèce tropicale, encore comparable aux deux précédentes. Mais d'après les mesures de H. Winge, les métapodes de l'espèce brésilienne, qui ne dépassent pas la longueur de *P. Weddelli*, sont cependant systématiquement plus grêles.

Cette espèce brésilienne n'est connue que par des textes danois dont le sens n'a généralement pas été saisi par les auteurs qui s'en sont occupés postérieurement, de sorte qu'on voit encore souvent citer les deux espèces d'abord séparées, puis réunies par P. W. Lund lui-même il y a plus d'un siècle.

Selon H. Winge [1906, p. 187], P. W. Lund a cru d'abord pouvoir distinguer, dans le matériel de Lagoa Santa, deux espèces de Lamas fossiles de tailles différentes, espèces qu'il a désignées dans ses manuscrits sous les noms de *Auchenia major* et *A. minor*. Mais plus tard P. W. Lund lui-même a réuni ces deux espèces en une seule (cf. H. Winge [1906, p. 183, lignes 15-16 et p. 187, ligne 37]).

Malheureusement les publications de P. W. Lund sont peu explicites à ce sujet. En 1841 [Lund, 1841 a, 2. Afh., p. 87], il place encore les deux formes dans le genre *Camelus* et précise que la plus grande dépassait la taille du Cheval actuel. Par la suite, il donne deux dessins de la dernière molaire inférieure [Lund, 1846, pl. 54, fig. 1-2], mais aucun nom spécifique n'a été attribué à ce matériel. Le premier nom publié est *Auchenias minor* [Lund, 1845, 5. Afh., p. 76] (H. Winge lui affecte la date de 1843, qui correspond probablement à la publication du fascicule) ; ce nom figure dans une liste de fossiles sans la moindre diagnose ; il doit donc être considéré comme un *nomen nudum* ; il concernait sans aucun doute la plus petite espèce que P. W. Lund avait cru pouvoir distinguer. La plus grande forme est toujours citée sous le nom d'*Auchenias* sp. Lorsque par la suite les deux espèces ont été réunies par Lund (ce que je n'ai pas pu contrôler moi-même), aucun nom spécifique n'a été proposé pour désigner l'ensemble (voir H. Winge [1906, p. 137]).

E. Liais [1872, p. 417] parle des deux espèces qu'il maintient séparées. Il donne le nom de *Auchenia major* à l'une d'elles, « beaucoup plus grande que les Lamas vivants, dépassant même la taille du Cheval » ; tandis que sous le nom de *A. minor* il désigne l'autre « dont la taille se rapprochait de celle des Lamas actuels ». La diagnose de la première, pour brève qu'elle soit, est considérée comme suffisante pour l'époque par D. J. López Aranguren et par A. Cabrera. Elle s'applique en tout cas clairement au nom de *major*, qui devient valide, tandis que *minor* reste un *nomen nudum*.

En 1906, H. Winge, qui a étudié le matériel de P. W. Lund, ne reconnaît qu'une espèce, qu'il nomme *Auchenia major* LUND et dont il donne une description et de bonnes figures. Notons en passant que ce travail écarte l'hypothèse persistante selon laquelle une espèce de *Lama* aurait vécu dans la zone tropicale brésilienne.

L'espèce décrite par H. Winge est finalement nommée *Hemiauchenia major* (LIAIS 1872) par D. J. López Aranguren [1930], qui y inclut les formes argentines *H. paradoxa* et *P. leptognatha* ; A. Cabrera [1931 b] va plus loin et place ces trois noms dans la synonymie de *P. Weddelli* (P. GERV. 1855).

Je ne puis accepter ces diverses synonymies et je considère l'espèce brésilienne comme diffé-

rente de celles d'Argentine et de Bolivie. Je la désignerai donc par un nom spécial, qui doit être, d'après ce qui précède : *Palaeolama major* (LIAIS 1872) = *A. minor* LUND 1843 *nomen nudum* ; ou mieux encore *P. major* (LIAIS-WINGE 1906).

4) *P. Reissi* (BRANCO 1883), du Puninien (= 3^e Interglaciaire) des Andes équatoriennes. L'espèce concorde bien, par sa taille et ses proportions, avec *P. Weddelli*. Elle s'en distingue essentiellement par la présence de colonnettes interlobulaires, non seulement aux molaires supérieures, mais aussi aux inférieures. Les auteurs, à la suite de W. Branco, avaient vu dans ce caractère la base possible d'un genre distinct : *Protauchenia*. Mais, comme je l'établirai, si effectivement les colonnettes sont constantes dans les molaires supérieures, par contre la dentition inférieure montre toutes les variétés, depuis la présence de colonnettes aux 3 dents M_1 , M_2 , M_3 , jusqu'à l'absence totale dans les 3 mêmes dents. Il se pourrait qu'il s'agit d'un caractère sexuel car, d'une façon générale, l'absence de colonnettes coïncide avec des molaires inférieures de taille réduite, qui appartiennent probablement à des femelles. Notons aussi que *P. Reissi* se distingue de *P. paradoxa*, non seulement par les proportions de ses membres, mais aussi par divers caractères craniens qu'il est malheureusement impossible de comparer avec ceux de *P. Weddelli* et de *P. major*.

5) *P. crassa* spec. nov., également des Andes équatoriennes, mais d'un niveau plus ancien, le Chichéen (probablement 2^e Interglaciaire). L'espèce, connue seulement par un métatarsien, se caractérise par une allure singulièrement plus massive que tous les autres représentants du genre.

6) *P. aequatorialis* spec. nov., du Carolinien (Pléistocène supérieur) de la côte Pacifique de l'Équateur. Son squelette est très comparable, dans tous ses éléments connus, en particulier le métatarsien, le calcaneum et l'astragale, avec *P. Reissi* et *P. Weddelli*. Mais les dents inférieures (les seules connues) sont systématiquement plus petites, et surtout plus étroites. Les mêmes dents ont une structure plus simple ; elles ne présentent pas de colonnettes interlobulaires (au moins celles qui ont été observées jusqu'à présent) et montrent une tendance à l'effacement du parastylide et du protostylide.

Par ailleurs, je n'ai pas d'opinion précise au sujet du petit « *Palaeolama* » *brevirostris* RUSCONI 1930, basé sur une branche mandibulaire incomplète du Musée de Buenos-Aires, dont la provenance est inconnue. Mais j'inclinerais à suivre A. Cabrera [1931 b] qui considère cette appellation comme une possible synonymie de *Eulamaops parallelus* (AMEGH. 1884).

Il convient également de réserver la question de certaines grandes formes que D. J. LÓPEZ ARANGUREN a placées dans le genre *Lama*, sur la base des caractères dentaires. Nous avons vu déjà que A. Cabrera a considéré comme des femelles de l'espèce argentine de *Palaeolama*, les fossiles que LÓPEZ ARANGUREN désignait comme *Lama major* (H. GERV. et AMEGH.). De mon côté j'attribue à *P. Weddelli* certains os de Tarija qui, pour A. Cabrera, appartiendraient à un grand *Lama*. Il est plus difficile de se prononcer sur les autres formes argentines, en particulier sur « *Palaeolama* » *Oweni* H. GERV. et AMEGH. et sur son probable synonyme *Lama gigantea* LÓPEZ ARANGUREN : A. Cabrera place cette forme géante dans le genre *Lama* en se basant sur l'absence de colonnettes interlobulaires aux molaires supérieures ; C. Rusconi, au contraire, considère son gigantisme comme caractéristique de *Palaeolama*. J'admettrai provisoirement ici l'opinion de A. Cabrera, mais cette conception devra être reconsidérée quand on connaîtra quelques éléments du squelette de l'espèce en question.

CARACTÈRES DU GENRE PALAEOLAMA. — Ces dernières imprécisions, qu'il est impossible de résoudre pour le moment, rendent difficile une diagnose précise du genre *Palaeolama*. Je rappellerai cependant les divers caractères qui ont été invoqués pour le définir.

1) *Taille beaucoup plus grande que celle des Lamas actuels.* Ce caractère, dont la valeur générique est évidemment très discutable, permet cependant, en général, de séparer les restes fossiles. A. Rusconi lui reconnaît une signification primordiale. Mais il devient pratiquement inutilisable dans la région australe, si l'on place de grandes espèces comme *Oweni* dans le genre *Lama* et si l'on admet de petites formes de *Palaeolama* comme *brevirostris*.

2) *Présence de deux prémolaires inférieures.* La persistance de P_3 constitue un caractère primitif ; c'est sur lui que P. Gervais s'est appuyé pour créer son genre *Palaeolama* et le distinguer du genre « *Auchenia* » (c'est-à-dire *Lama*). La différence est loin d'être aussi absolue que ne l'avait cru P. Gervais. Même dans les formes actuelles, on peut éventuellement observer la présence de P_3 : c'est ainsi que D. J. López Aranguren [1930, p. 18] l'a signalée chez 20 % des Guanacos et 16,5 % des Lamas qu'elle a étudiés. La trop grande importance accordée à cette présence a conduit M. Boule à inclure dans *Palaeolama* de petites formes de Tarija qui s'apparentent aux Lamas et aux Vigognes actuels. Il faut cependant noter que ce caractère est pratiquement constant chez les authentiques *Palaeolama* (je n'en connais indirectement qu'une exception individuelle, signalée par A. Cabrera), tandis qu'il ne se présente chez les Lamas que d'une façon irrégulière, voire même exceptionnelle, comme un souvenir ancestral.

3) *Forme de la dernière prémolaire inférieure.* D. J. López Aranguren [1930, p. 19-20, fig. 1-2] a considéré comme fondamentale la structure de P_4 pour distinguer *Lama* et *Palaeolama*. Chez le premier elle est triangulaire par suite de la largeur importante du lobe postérieur par rapport au lobe antérieur. Au contraire *Palaeolama* (ou tout au moins *P. paradoxa*) montre un lobe antérieur plus large que le postérieur et la dent perd sa forme triangulaire. Mes observations sur *P. Reissi* et *P. aequatorialis* montrent que chez ces deux espèces, dont la première est certainement un *Palaeolama*, la dernière prémolaire est généralement construite comme chez *Lama*. J'en conclus que le caractère invoqué par López Aranguren ne peut être utilisé pour une distinction générique ; il me semble même présenter d'importantes variations dans une même espèce.

4) *Présence de colonnettes interlobulaires (endostyle) dans M^1 et M^2 .* Ce caractère apparaît comme l'un des meilleurs. En effet, il n'existe jamais chez *Lama*. Par contre, il est apparemment constant chez le génotype de *Palaeolama*, *P. paradoxa*, ainsi que chez *P. major* et *P. Reissi* (les seules exceptions s'expliquent par une usure avancée de la dent). Il n'a pu être contrôlé chez *P. crassa* et *P. aequatorialis* dont la dentition supérieure est inconnue. En ce qui concerne *P. Weddelli*, on le retrouve dans la pièce figurée par M. Boule sous le nom de *Hemiauchenia* cf. *paradoxa*. Il est donc naturel de suivre en cela A. Cabrera, en le considérant comme la caractéristique essentielle du genre. Le fait de lui donner une valeur rigoureuse conduit à séparer du genre *Palaeolama* les espèces « *P.* » *Oweni*, « *M.* » *angustimaxila*, ainsi que la série dentaire supérieure attribuée par M. Boule à « *P. Weddelli* ».

5) *Dolichognathisme.* Ce caractère, connu chez *P. paradoxa* et *P. major*, et que je retrouve chez *P. Reissi*, n'a pas été contrôlé dans les autres espèces. Si on lui attribue une valeur rigoureuse pour la définition de *Palaeolama*, on devra séparer de ce genre la mandibule que M. Boule a considérée comme celle de « *P. Weddelli* ». Par ailleurs, il serait nécessaire de contrôler son absence chez les grands Lamas fossiles admis par A. Cabrera.

6) Nous ne sommes pas encore en mesure d'établir la généralité de divers caractères craniens ou squelettiques observés chez les espèces les mieux connues de *Palaeolama*. Certains n'ont peut-être qu'une valeur spécifique, mais d'autres, en particulier l'absence d'une fontanelle prélacrymale et la présence de 5 vertèbres dans le sacrum, pourront servir à la définition du genre quand nous aurons une information suffisante.

7) Il n'est pas inutile de souligner que, parmi les genres de Camélidés sud-américains, *Palaeolama* est le seul qui ait pu s'adapter à des milieux de vie très divers, comme la région tropicale,

les couloirs interandins et la pampa argentine. Les autres genres paraissent strictement limités aux zones tempérées ou froides de la région australe et ne gagnent les latitudes basses qu'en altitude. Il s'ensuit que *Palaeolama* est, biologiquement, le plus proche des représentants du rameau qui ont pu, depuis l'Amérique du Nord, effectuer une migration à travers la zone intertropicale. Il serait pour cela du plus haut intérêt de découvrir ses ancêtres dans les couches du Quaternaire inférieur et même du Pliocène dans les régions tropicales.

De toute façon les divers caractères invoqués englobent sans aucun doute *P. paradoxa*, *P. major* et *P. Reissi*. Il n'y a aucune raison d'en séparer génériquement *P. Weddelli* et les deux nouvelles espèces équatoriennes proposées ici.

Je décrirai avec quelque détail les trois formes de l'Équateur avant de revenir sur la différenciation spécifique des divers représentants du genre.

Palaeolama Reissi (BRANCO 1883).

Fig.-texte 94-102, 104, et Pl. VIII, fig. 1, 2, 3.

Extinct species of llama ORTON 1870 (The Andes and the Amazone, p. 154).

Protauchenia Reissi W. BRANCO [1883, p. 110-130, pl. XII-XVII]; Wolf [1892, p. 373]; Etzold [1907, p. 536]; Spillmann [1931, p. 44-46, 10^e pl.]; Hoffstetter [1948 a; 1948 b].

J. Orton, après une courte visite au gisement de Chalán, en a donné une relation très précise dans sa concision, et il a eu le mérite de signaler pour la première fois en Équateur des restes de Camélidés fossiles. L'espèce éteinte de Lama qu'il mentionne ne peut être que celle qui nous intéresse ici, car aucune autre n'a encore été découverte dans le gisement visité par ce voyageur.

Une récolte de W. Reiss, effectuée à Punín et rapportée en Allemagne, a permis à W. Branco [1883] de décrire le grand Camélidé fossile des Andes équatoriennes et de fonder pour lui un genre et une espèce particuliers, *Protauchenia Reissi*. Cette création est accompagnée d'une étude consciencieuse et d'une abondante illustration. Le matériel dont disposait W. Branco était cependant insuffisant pour lui permettre une caractérisation complète de son espèce et de ses variations. Par ailleurs, les travaux publiés à cette époque sur les Camélidés éteints d'Amérique du Sud étaient encore trop fragmentaires pour que l'auteur allemand ait pu effectuer une comparaison utile avec les faunes d'Argentine, de Bolivie et du Brésil; de sorte que le fossile équatorien est surtout comparé avec les formes actuelles : Dromadaire, Lama et Alpaca. Quoi qu'il en soit, cette bonne monographie constitue pratiquement le seul document descriptif qui ait été publié sur l'espèce en question.

En 1907, F. Etzold se contente de reconnaître la même espèce dans le matériel récolté par H. Meyer, et le seul caractère qu'il souligne est sa taille considérablement plus forte que celle du Lama.

En 1931, F. Spillmann figure un maxillaire supérieur vu de profil, avec la canine et la série molariforme. Le dessin est assez fruste et je n'ai pas retrouvé la pièce. Mais la figure suffit pour prouver que F. Spillmann n'a pas su l'interpréter, puisqu'il désigne comme prémolaires définitives les dents antérieures de la série alors que, de toute évidence, il s'agit de dents de lait. Dans le même travail, l'auteur affirme avoir trouvé des restes de cette espèce dans sa faune « préhistorique » d'Alangasí, en compagnie de *Neohippus*, *Mastodon* et *Myiodon*, accompagnés de restes d'industries humaines. L'indication est ici des plus douteuses, car, dans sa publication de 1938, F. Spillmann ne mentionne plus le grand Camélidé dans sa liste des Mammifères équatoriens qui auraient connu l'Homme; par ailleurs je ne retrouve dans ses collections aucun reste de *Palaeolama* provenant d'Alangasí, et je n'en ai jamais observé personnellement dans ce gisement.

Les fouilles entreprises depuis 1946 dans les divers gisements andins ont permis de réunir un important matériel de *P. Reissi*. Plus de 300 échantillons, dont certains comprennent plusieurs pièces d'un même individu, sont inventoriés dans les collections créées à l'École Polytechnique de Quito. La presque totalité provient des quebradas de la zone de Punín (gis. 30), qui se révèle, pour l'espèce considérée, le gisement de beaucoup le plus riche. Cependant, j'ai pu recueillir

lir plus au N, et en particulier à Calderón (gis. 9a), quelques fragments qui paraissent appartenir à la même forme. Toutes ces pièces proviennent du 3^e Interglaciaire. Je considère pour ma part que *P. Reissi* est un fossile caractéristique du Puninien, mais qui n'était abondant que dans la zone du Chimborazo, alors qu'il se raréfiait considérablement vers le N.

L'ensemble permet de compléter quelque peu la description donnée par W. Branco, et en particulier de préciser les variations importantes qui peuvent apparaître dans cette espèce.

LE CRANE. — Aucun crâne complet n'a encore été recueilli. Les seules pièces dignes d'être signalées, toutes de Punín, sont un palais en bon état avec la dentition supérieure pratiquement complète (EPN, V. 1539, Pl. VIII, fig. 3, Fig.-texte 94) et un fragment de crâne écrasé (EPN, V. 2973), ce dernier étant pratiquement impossible à figurer. Par ailleurs une partie faciale de la tête osseuse, assez déformée, a été recueillie par G. E. Lewis dans le même gisement et déposée au Peabody Museum de la Yale University (n°5552); j'ai pu en observer une photographie grâce à l'obligeance du Dr J. T. Gregory (Pl. VIII, fig. 1, 2).

L'espèce équatorienne concorde avec *P. paradoxa* par son rostre beaucoup plus allongé que celui de *Lama*. Cependant, chez *P. Reissi*, l'allongement intervient davantage dans la région prémaxillaire et moins dans le domaine du maxillaire; il en résulte que, alors que la canine de l'espèce argentine se situe à égale distance de P^3 et de l'extrémité du prémaxillaire, cette même dent est placée plus en arrière chez *P. Reissi*; ce dernier présente, par suite, un diastème entre C^1 et P^3 relativement court, tandis que l'intervalle entre les deux crochets (C^1 et I^3) est plus marqué que chez *P. paradoxa*. Le museau, tout en restant étroit, est cependant plus large que celui de la forme argentine.



FIG. 94. — *Palaeolama Reissi* (BRANCO). EPN, V. 1539. Partie antérieure de crâne; face latérale et vue ventrale de la série molariforme droite. $\times 1/3$. Puninien, Q. Grande, Punín (Chimborazo), coll. C. Reyes.

Comparées à celles de *P. paradoxa*, les séries molariformes sont plus courtes et plus divergentes vers l'arrière, donnant comme résultat un palais large et court, fortement échancré en arrière, beaucoup plus comparable à celui de *Lama* que ne l'est celui de *P. paradoxa*.

Les orifices palatins majeurs ont une taille et une position variables. Je les trouve petits et situés près des files dentaires au niveau de P^4 à droite et de P^3 à gauche dans le palais figuré; ils sont plus gros et plus éloignés des dents dans un autre exemplaire.

L'échantillon écrasé permet, malgré son mauvais état, de noter que l'orbite était relativement petite et que, comme chez *Palaeolama*, son bord antérieur se situait au-dessus de la partie postérieure de M^2 , alors que chez *Lama* l'orbite est plus grande et son bord antérieur atteint la verticale qui tombe entre M^1 et M^2 ou même plus en avant.

Le lacrymal, également conservé, montre sur son bord postérieur, comme celui de *Lama*, deux protubérances qui font saillie dans l'orbite. Mais il présente des traces d'articulations osseuses sur tout son pourtour antérieur: il faut en conclure que *P. Reissi*, pas plus que *P. paradoxa*, ne présentait la fontanelle prélacrymale que l'on observe chez les Lamas et les Alpacas actuels.

Le gros foramen infraorbitaire, placé au-dessus de P^4 , occupe, comme chez *P. paradoxa*, une position un peu plus basse que chez le Lama.

Je donne ci-après les principales dimensions de la pièce la mieux conservée (V. 1539). Il s'agit vraisemblablement d'une femelle car les vraies canines sont nettement plus petites que les incisives caniniformes.

Longueur, depuis l'extrémité des prémaxillaires jusqu'à la ligne unissant les bords postérieurs des M ³	240
Longueur, depuis l'extrémité des prémaxillaires jusqu'au sommet de l'échancrure postpalatine.....	194
Longueur, depuis l'extrémité des prémaxillaires jusqu'à la ligne unissant les bords postérieurs des P ³ .	140
Diastème entre C ¹ et P ³ , sur la base des dents.....	48
— — — sur les bords des alvéoles.....	45,5
Longueur du rostre en avant des canines.....	77
Largeur sur le bord alvéolaire externe des canines.....	43
Largeur du rostre au-dessus des canines.....	50 a
Étrécissement du palais au diastème, sur les crêtes inter-alvéolaires.....	21
Largeur du palais entre les bords alvéolaires internes des P ³	28,5
Largeur du palais entre les bords alvéolaires internes des M ³	63
Largeur entre les bords externes des M ³	106
Largeur maxima de l'échancrure postpalatine.....	29,5

LA MANDIBULE. — Je connais plusieurs branches mandibulaires et divers fragments, mais peu de pièces complètes. L'une cependant (V. 1559, fig. 95) comprend les deux branches presque intactes.

Sa longueur atteint 314 mm du condyle à l'extrémité de I₁, et 305 du condyle au bord alvéo-

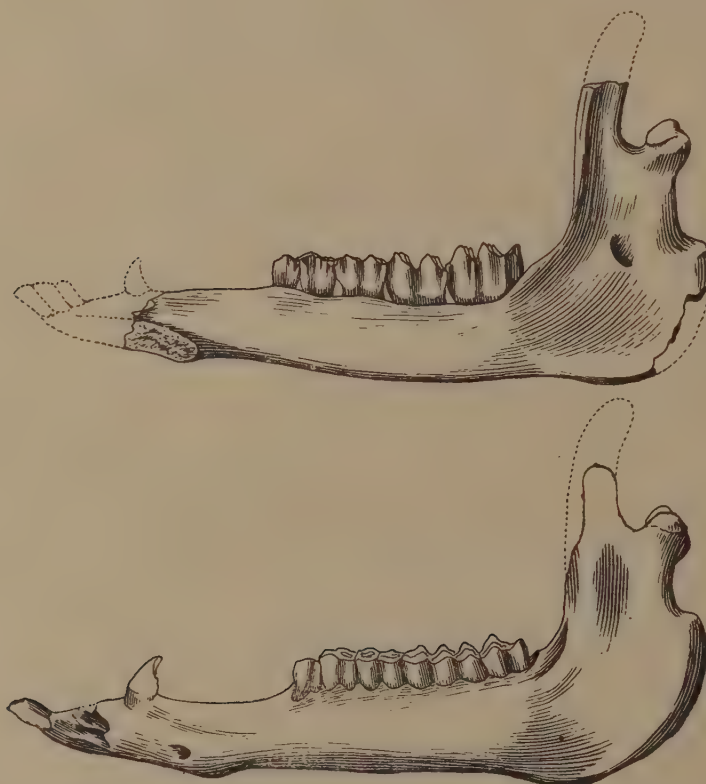


FIG. 95. — *Palaeolama Reissi* (BRANCO). Puninien, Chalán, Punin (Chimborazo).

En haut : V. 1545, branche mandibulaire droite, face interne. En bas : V. 1559, branche mandibulaire gauche, face externe. $\times 1/3$.

laire antérieur. Elle est donc plus petite que celle de *P. paradoxa* (320 à 350 selon A. Cabrera). Cependant la taille des dents, comparée à celle d'autres échantillons, indique qu'il s'agit d'un individu relativement petit, possiblement une femelle. Il faut donc admettre que la longueur

de la mandibule de *P. Reissi* devait dépasser le chiffre indiqué plus haut, sans toutefois atteindre les plus grandes valeurs observées chez *P. paradoxa*.

Comparée à celle de *Lama*, la mandibule se distingue par son corps plus allongé et sa branche montante plus basse. L'allongement est cependant moins accentué que chez *P. paradoxa*, ou plus exactement la pièce de *P. Reissi* conserve une hauteur plus importante dans la région symphy-saire, ce qui lui donne une allure un peu plus massive. La symphyse est longue, comparable à celle de *P. paradoxa*, puisqu'elle mesure 85 à 95 contre 82 à 92, ces derniers chiffres trouvés par A. Cabrera chez l'espèce argentine. Le diastème entre canine et P_3 est également du même ordre de grandeur : il atteint 63 chez l'exemplaire V. 1559, alors que A. Cabrera a trouvé 61 et 70 chez deux échantillons de *P. paradoxa*.

Le bord inférieur est variable : convexe chez certains exemplaires, il est presque rectiligne ou même légèrement concave chez d'autres. Le bord postérieur, dans sa partie sous-angulaire, est plus largement convexe vers l'arrière que chez *P. paradoxa*. Le condyle se trouve à 115-122 mm au-dessus de la ligne inférieure de la branche mandibulaire. L'apophyse coronoïde est brisée dans tous les exemplaires, de sorte que les reconstitutions proposées dans les figures manquent de sécurité.

LA DENTITION. — La formule dentaire de *P. Reissi* est identique à celle des autres espèces du genre *Palaeolama*. On peut l'écrire : $\frac{1123}{3123}$ ou, en forme développée :

$$I \frac{003}{123}, C \frac{1}{1}, P \frac{0034}{0034}, M \frac{123}{123}.$$

Je n'ai jamais observé dans la dentition adulte la présence d'une Dp^2 persistante, que l'on trouve exceptionnellement chez *P. paradoxa* et chez *P. major* et sur laquelle avait été fondé le genre « *Hemiauchenia* ». Je ne connais pas non plus d'exemplaires où P_3 soit absente, alors que A. Cabrera en a signalé un chez *P. paradoxa*, où cette dent manquait à la fois en haut et en bas.

LES INCISIVES. — Les incisives inférieures sont connues seulement par deux exemplaires de forme subcylindrique. Il ne semble pas qu'elles aient été fortement spatulées comme celles de *P. paradoxa*. Leurs racines sont fermées comme chez *Lama* et non ouvertes comme chez *Vicugna*. La 3^e incisive supérieure forme un puissant crochet antérieur, porté par le prémaxillaire.

LES CANINES. — Ces dents existent aux deux mâchoires. Je connais trop peu d'exemplaires pour établir une différence sexuelle sur cette base. Cependant, comme je l'ai déjà dit, il est probable que l'exemplaire V. 1539 est une femelle, caractérisée par ses canines supérieures nettement plus petites que les crochets antérieurs.

LA SÉRIE MOLARIFORME SUPÉRIEURE (Pl. VIII, fig. 3, Fig.-texte 94). — La longueur totale des dents jugales supérieures atteint 103,5 à gauche et 106,2 à droite dans l'exemplaire V. 1539 ; environ 100 dans l'échantillon V. 2973. Ces chiffres sont comparables à ceux trouvés par H. Winge chez *P. major* (98-107) et par A. Cabrera chez *P. paradoxa* (96-115).

Les prémolaires présentent la morphologie classique ; on y note cependant, sur le flanc interne, l'existence d'une colonnette, parfois même de deux chez P^4 (voir V. 1539 et W. Branco [1883, pl. XII, fig. 1]), caractère que je n'ai vu mentionné dans aucune autre espèce du genre. Deux P^3 observées mesurent 18,6 et 18,8 de longueur ; W. Branco a trouvé 16 et 18 pour deux autres échantillons ; la dent paraît donc en général plus forte que chez *P. paradoxa* (12 à 17 selon A. Ca-

brera) et que chez *P. major* (16 à 17,5 selon H. Winge). Trois P^4 mesurent respectivement 17,1 — 19,4 — 19,8 et W. Branco signale 2 exemplaires de 18 ; ces chiffres chevauchent ceux observés chez *P. major* (18-20) et chez *P. paradoxa* (14-18) ; la même dent accuse environ 19 chez *P. Weddelli* (d'après la figure de *Hemiauchenia* cf. *paradoxa* donnée par M. Boule).

Les molaires définitives présentent très généralement une colonnette interlobulaire (endostyle). Le caractère paraît constant chez M^1 et M^2 , où les seules exceptions correspondent à des dents très usées, et s'expliquent par le fait que la table d'usure a dû dépasser la base de la colonnette. Il est presque général chez M^3 , où cependant on observe quelques exceptions ; alors que dans l'ensemble la dernière molaire est dépourvue d'endostyle chez les autres espèces du genre. Les 3 molaires supérieures, mesurées sur 5 échantillons, accusent une longueur totale de 69,5 à 79, très comparable à *P. major*, pour lequel H. Winge a trouvé 74 à 79. Neuf exemplaires de M^1 ont été examinés ; la longueur atteint 27,3 dans une dent presque vierge ; elle est voisine de 25 dans les éléments moyennement usés, et s'abaisse à 22 et même 20,7 chez les vieux individus ; W. Branco a en outre observé une dent très usée, sans colonnette visible, de 17 mm de long. Ces chiffres concordent dans l'ensemble avec ceux de *P. major* (20+28,5) et de *P. paradoxa* (21,3-28,2), bien que chez ces deux espèces la dent vierge paraisse avoir été un peu plus puissante. Huit exemplaires de M^2 donnent 29 comme chiffre maximum ; la longueur courante est voisine de 26-27 ; elle s'abaisse à 23,5 dans les dents usées et même à 23 chez le vieil exemplaire étudié par W. Branco. Les valeurs observées chez *P. paradoxa* (28-31,5) et *P. major* (26+34,5) semblent indiquer des dents plus fortes dans leur ensemble. L'arrière-molaire M^3 présente une variation moindre : 8 exemplaires de *P. Reissi* sont tous compris entre 27 et 28. A. Cabrera indique 26-30 pour *P. paradoxa* et H. Winge donne 27,5-29,5 pour *P. major*, chiffres qui semblent également un peu supérieurs aux caractéristiques de l'espèce équatorienne.

LA SÉRIE MOLARIFORME INFÉRIEURE (fig. 96, 97). — Trois séries complètes appartiennent probablement à des femelles comme semblent l'indiquer leur M^3 relativement courte, et l'absence d'ectostylide dans toutes leurs molaires. Elles répondent respectivement à une longueur totale

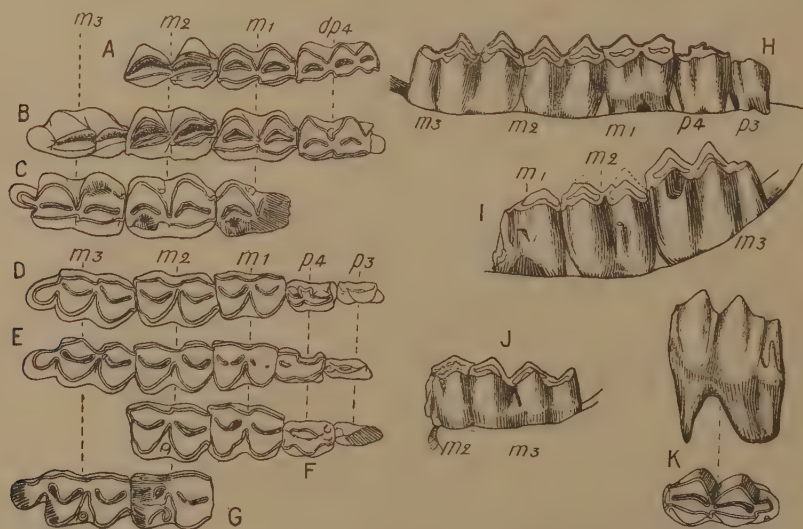


FIG. 96. — *Palaeolama Reissi* (BRANCO). Dents molariformes inférieures. $\times 1/2$.

A : EPN, V. 555 ; B : UC, S. 1204 ; C, I : EPN, V. 1546 ; D, H : EPN, V. 1545 ; E : EPN, V. 1559 ; F : UC, S. 1200 ; G : EPN, V. 1873 ; J : UC, S. 1201. I remarquer la variation dans la présence des colonnettes interlobaires. — K : UC, S. 1205, M^3 droite, vues externe et supérieure montrant un pilier supplémentaire adossé au lobe postérieur. Puninlen, Punin (Chimbrazo).

de 102,2 — 104,3 — 106,5. Une série très usée se réduit à 96 pour la même dimension. Enfin une autre pièce, probablement un mâle, a perdu ses prémolaires dont il ne subsiste que les alvéoles : on peut y estimer à 114,5 la longueur de la série molariforme. On remarquera que tous ces chiffres restent inférieurs à ceux observés par H. Winge chez *P. major* (119+) et par A. Cabrera chez *P. paradoxa* (120-122). Il est difficile d'interpréter ces différences avec sécurité, étant donné le petit nombre des observations. Il ne semble pas cependant que *P. Reissi* ait atteint les mêmes maxima que les deux espèces de comparaison.

Les prémolaires méritent une remarque. En effet, D. J. López Aranguren avait vu, dans la forme de P_4 en particulier, un caractère capable d'établir une séparation entre *Lama* et *Palaeolama*. Or, l'observation du matériel équatorien montre que cette dent est assez variable à l'intérieur d'une même espèce. On verra (fig. 97) que, chez *P. Reissi*, certaines ont une morphologie semblable à celle connue chez *Lama*, d'autres sont davantage comparables à celles de *P. paradoxa* telles que les a figurées D. J. López Aranguren. Or, les gisements de Punín ne contiennent certainement qu'un seul Camélidé et l'on remarquera en outre que les diverses dents figurées ont sensiblement la même longueur. Il en résulte que la base proposée par l'auteur argentin paraît bien incertaine. Cinq exemplaires de P_3 mesurent 11 à 12,2 de long, contre 11 à 13 chez *P. major* et 12 à 13,5 chez *P. paradoxa*. Neuf P_4 s'étagent de 15,6 à 19,7 tandis que *P. paradoxa* donne 14 à 16,5 et *P. major* 16,5 et 16,5. On observe donc que, dans l'ensemble, cette dent est relativement forte chez l'espèce équatorienne.

Les molaires définitives occupent une longueur de 77,6 à 85 dans 7 échantillons ; un 8^e aux dents fortement usées n'atteint que 71 mm par suite de la forte ablation du talon de M_3 . Ces dents se distinguent de celles des autres espèces par la présence éventuelle d'un ectostylide, c'est-à-dire d'une colonnette interlobulaire externe. Mais ce caractère, sur la base duquel on a maintenu jusqu'à présent le genre *Protauchenia*, est loin d'être constant. Plus exactement, on peut observer des séries totalement privées d'ectostylide, d'autres qui présentent cette colonnette sur M_1 et M_2 , d'autres, enfin, où les trois molaires en sont pourvues. On notera que, lorsqu'il est possible d'examiner les 3 dents d'un même individu, l'absence totale d'ectostylide coïncide toujours avec une longueur de M_3 au plus égale à 33,5 ; au contraire les colonnettes sont toujours présentes dans 2 ou 3 dents chez les individus pourvus d'une M_3 plus longue. Il est donc légitime de supposer que les premiers correspondent à des femelles et les seconds à des mâles, ce qui revient à dire que la présence ou l'absence d'ectostylide devrait s'interpréter comme une différence sexuelle. Les plis antérieurs interne (parastylide) et externe (protostylide), généralement bien développés dans le groupe des Lamas, sont ici bien visibles dans la dent jeune, mais s'atténuent et parfois même s'effacent dans les pièces usées : c'est là un caractère qui a été invoqué pour séparer le genre *Mesolama* de *Palaeolama*, mais qui ne me semble pas avoir une signification aussi profonde. Le pli postéro-interne (entostylide) est toujours bien marqué. Il convient, enfin, de mentionner un caractère intéressant que je considère comme une variation individuelle ; dans une M_3 de Chalán (UC, n° 1205 de F. Spillmann, fig. 96 K), le talon de cette dent porte sur son flanc interne une petite colonnette qui n'occupe que la moitié de la hauteur de la couronne ; je n'ai pas observé cette particularité chez d'autres exemplaires de *P. Reissi* ; mais nous la retrouverons, également à titre individuel, chez un échantillon de *P. aequatorialis*.

J'ai observé 14 M_1 et W. Branco en a figuré 3. Sur ce total, 7 sont privées d'ectostylide, 4 en présentent et 6 sont trop usées pour que l'on puisse se prononcer. Une dent vierge mesure 26,2 de long, les plus nombreuses



FIG. 97. — *Palaeolama*. Variation de la forme de P_4 inférieure droite. $\times 2/3$.

A : *Palaeolama aequatorialis* sp. nov., EPN, V. 3020, Carolinien, La Carolina (Guayas). — B à F : *Palaeolama Reissi* BRANCO (B : EPN, V. 1545 ; C : V. 1559 ; D : V. 1554 ; E : V. 3034 ; F : UC, S. 1200), Punínien, Punín (Chimborazo).

se situent entre 21 et 23 et deux pièces très usées se réduisent à 20. On a attribué 22-24,5 à *P. paradoxa* et 23,5-24 à *P. major* pour la même dimension. La largeur maxima à la base de la couronne varie de 14,1 à 19,3 chez *P. Reissi*, mais une comparaison est difficile avec les autres espèces, car certains auteurs semblent avoir mesuré la largeur de la table d'usure, qui varie beaucoup avec l'âge.

Seize M_2 observées et 2 figurées par W. Branco se divisent en 5 avec ectostylides, 10 qui en sont privées et 3 douteuses. La longueur de la dent, égale à 28,6 dans une pièce vierge, oscille en général autour de 24-25 et tombe à 22,5 dans 2 exemplaires très usés. Les chiffres donnés pour les autres espèces sont 28,7-31,6 pour *P. paradoxa* et 27,5-32 pour *P. major*; ils semblent donc plus forts chez ces deux dernières espèces. La largeur maxima de la base de la couronne varie de 15 à 20,3 chez *P. Reissi*.

J'ai pu étudier 14 M_3 . On peut les diviser en deux lots. Le premier, dont les pièces mesurent 31,8 à 33,5 (un échantillon est même réduit à 28,5 par la forte ablation du talon, due à l'usure), est toujours privé d'ectostylide, et cet élément est également absent dans les molaires antérieures des mêmes individus, quand on peut les observer. Le second lot, formé de 5 pièces qui mesurent 33,7 à 36, en comprend 3 avec ectostylide et 2 qui en sont privées; mais les dents antérieures correspondantes sont pourvues d'une colonnette interlobulaire. Il s'agit vraisemblablement de femelles pour le premier groupe et de mâles pour le second. Les chiffres varient de 33 à 36,3 chez *P. paradoxa* et de 31⁺ à 38,5 chez *P. major*. La largeur de la dent, mesurée à la base de la couronne, varie de 14,5 à 19 chez *R. Reissi*.

LA DENTITION DE LAIT. — Je ne connais rien des incisives et des canines de la première dentition.

En ce qui concerne les molaires de lait supérieures, une série bien conservée montre en avant de Dp^3 et Dp^4 en place, un petit alvéole de 5 mm de long et 3,5 de large, qui correspond évidemment à une Dp^2 , laquelle doit être une dent précocement caduque. Trois exemplaires de Dp^3 répondent à 20,5-22,9 de longueur, tandis que les mesures de H. Winge, sur 5 dents homologues de *P. major*, donnent 20-23. Deux échantillons de Dp^4 accusent 22,5 et 24 contre 22 à 25,5 chez *P. major*.

Aucune série inférieure ne montre de trace de Dp_2 , qui ne paraît pas avoir existé chez *P. Reissi*. Je ne connais qu'un seul exemplaire de Dp_3 , qui mesure 15,5 de long; un autre cité par W. Branco atteint 17; la même dent paraît plus réduite chez *P. major* où H. Winge trouve des longueurs de 13 à 14. De la dent suivante Dp_4 , j'ai observé 2 exemplaires vierges qui atteignent 29 et 29,3 de long; et un très usé de 25,4; aucun de ces 3 échantillons ne présente de colonnettes interlobulaires, tandis qu'une pièce de 28 de long, étudiée par W. Branco, en possède 2, placées respectivement dans chacun des deux espaces interlobulaires. On voit donc que, là encore, l'espèce présente une variation intéressante; peut-être faut-il considérer l'exemplaire de W. Branco comme un jeune mâle, comme tendent à le confirmer les dimensions assez fortes de ses deux dents de lait et la présence d'un ectostylide sur la première molaire définitive.

COLONNE VERTÉBRALE (fig. 98). — Je connais pratiquement toute la série vertébrale, mais les divers éléments appartiennent à des individus différents. Cependant la collection comprend quelques échantillons formés de 3 à 6 pièces en connexion.

Il apparaît une certaine variabilité dans cet ensemble, dont la comparaison avec les autres espèces de *Palaeolama* ne peut être faite, puisque pratiquement rien n'a été publié à ce sujet, sauf quelques dimensions de l'atlas de *P. major*, données par H. Winge et de celui de *P. paradoxa*, mentionnées par A. Cabrera. Je me contenterai donc de brèves indications.

De l'atlas, j'ai observé deux pièces adultes (V. 1884 et 1878, fig. 98 *at.*), quelques fragments et un échantillon juvénile. La vertèbre présente le même style que chez le Lama, mais elle est nettement plus large par rapport à sa longueur, bien que ses proportions varient, comme on peut le voir dans la fig. 98. La largeur maxima, entre les bords externes des ailes, mesure 101 et 108 chez les adultes et concorde donc assez bien avec les dimensions correspondantes (90 à 101) données par H. Winge pour *P. major*. La longueur totale antéro-postérieure varie de 68 à 78. La cuvette articulaire antérieure atteint 60,5 à 62,5 de largeur maxima, ce qui nous renseigne sur les dimen-

sions des condyles occipitaux inconnus ; la même cuvette varie de 60 à 64 chez *P. major*. La largeur de l'articulation avec l'axis correspond à 63,4-65,5 contre 59-65 chez *P. major*. En résumé, cette pièce accuse des dimensions très voisines dans les espèces équatorienne et brésilienne.

L'axis n'est connu que par un exemplaire adulte incomplet (V. 1642, fig. 98 *ax.*) et par un fragment de jeune. Il a, comme de coutume, une forme allongée, bien que plus large que chez le Lama. La crête sagittale inférieure est moins prolongée vers l'avant que chez ce dernier. La surface articulaire avec l'atlas porte une forte échancrure médiane sur son bord inférieur, détail que je ne retrouve pas chez le Lama et l'Alpaca. La longueur totale du corps vertébral, y compris l'apophyse odontoïde, est de 138. La surface articulaire antérieure mesure 67,5 de largeur maxima ; l'apophyse odontoïde 32,8. La largeur minima de la vertèbre en son milieu est 41,5.

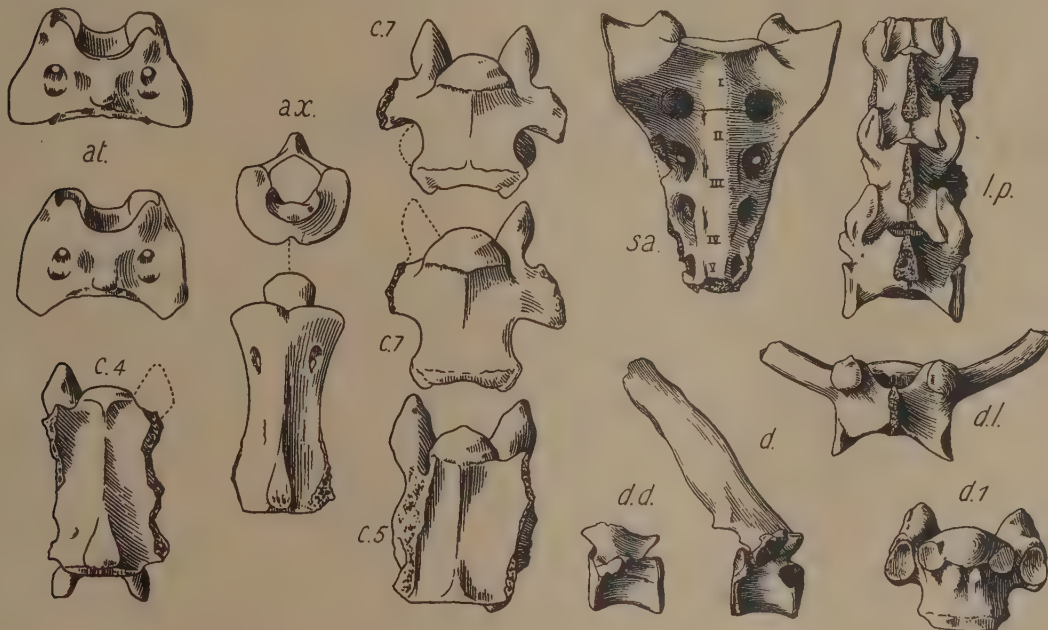


FIG. 98. — *Palaeolama Reissi* (BRANCO). Vertèbres. $\times 1/4$. Puninien, Punin (Chimborazo). — Vertèbres cervicales. *at.* : V. 1884, 1878, atlas ; *ax.* : V. 1642, axis incomplet ; *C. 4* : V. 1643, 4^e cervicale ; *C. 5* : V. 1646, 5^e cervicale ; *C. 7* : V. 1648, 1650, 7^e cervicale. — Vertèbres dorsales, lombaires et sacrées. *d. 1* : V. 1653, 1^{re} dorsale, face ventrale ; *d.* : V. 1704, dorsale moyenne, face latérale droite ; *d. d.* : V. 1698, dernière dorsale face gauche ; *l. p.* : V. 1659, lombaires postérieures, face dorsale ; *d. l.* : V. 1658, dernière lombaire, face dorsale ; *sa.* : V. 1848, sacrum, face ventrale montrant les 5 corps vertébraux.

Les vertèbres cervicales 3 à 6 sont connues par 11 exemplaires plus ou moins incomplets qui représentent les divers numéros d'ordre. Elles se distinguent de celles de *Lama* par un condyle antérieur franchement bombé, tandis que la face articulaire postérieure est légèrement concave au lieu de plane. De plus les dimensions transversales sont relativement plus importantes. Comme chez les autres Camélidés, ces vertèbres se raccourcissent et s'élargissent notablement quand on va des plus antérieures aux plus postérieures. On trouvera ci-après quelques longueurs d'exemplaires adultes :

	Vert. 4	Vert. 5	Vert. 6
Longueur du corps vertébral.....	113	104	89 à 96,5
Longueur entre les extrémités des zygapophyses.....	137	124	110

La dernière cervicale (fig. 98 *c.7*) est représentée par 9 échantillons. Toujours bien reconnaissable par ses articulations costales postérieures, elle varie en longueur et en proportions, mais elle est toujours nettement plus trapue que chez *Lama*. Le corps vertébral présente une longueur

de 84 à 97, mesurée depuis le condyle antérieur jusqu'au bord postérieur des articulations costales. La longueur mesurée sur les zygapophyses va de 91 à plus de 100.

Un exemplaire de la 1^{re} dorsale (V. 1653, fig. 98 *d.1*) montre une morphologie bien comparable à celle observée chez *Lama*, mais toujours avec un aspect plus lourd et plus large. Il y a peu à dire des autres dorsales, représentées par une vingtaine d'échantillons, sinon que le corps est plus arrondi inférieurement et n'est pas caréné.

Les vertèbres lombaires, connues également par une vingtaine de pièces, dont certaines en connexion, sont assez variables comme on en jugera par la fig. 98 *lp.* et *dl.*, où sont comparées deux dernières lombaires. Il semble cependant que, d'une façon générale, les zygapophyses sont plus développées antéro-postérieurement que chez le *Lama* actuel.

Le sacrum est représenté par 6 échantillons plus ou moins complets et par des fragments. On observe, sur les pièces adultes, qu'il comprend 5 vertèbres soudées (fig. 78 *sa.*) au lieu de 4 chez le *Lama* et l'*Alpaca*. Il y a donc eu inclusion de la première caudale dans la région sacrée. Le caractère paraît général chez *P. Reissi*. Il serait bon de le contrôler chez les autres espèces du genre pour établir s'il a une simple valeur spécifique ou si, comme il est plus probable, il est général chez le genre *Palaeolama*.

Les vertèbres caudales sont inconnues.

LE MEMBRE ANTÉRIEUR ET SA CEINTURE. — Neuf fragments d'omoplates, jeunes ou adultes, ont été trouvés, sans qu'aucune pièce complète ait pu être observée. On y retrouve les mêmes caractéristiques morphologiques que chez *Lama*, avec un col bien marqué, une épine très saillante terminée par un acromion projeté en pointe, et avec un processus coracoïde qui se détache sur la face interne du *tuber scapulae*. En relation avec la grande taille, l'épine est plus élargie sur son bord libre et déborde en crête saillante sur la fosse sous-épineuse. La cavité glénoïde présente une forme variable, plus ou moins arrondie ou ovale ; ses diamètres atteignent 51 à 61,5 sur 45,2 à 48,3 pour les pièces qu'on peut considérer comme adultes. La largeur maxima de l'extrémité humérale de l'os, au niveau du *tuber scapulae*, va de 74 à 90,4 chez les adultes ; dans les mêmes pièces, la largeur minima du col varie de 45,5 à 57,9. La figure 99 *om.* représente le plus fort échantillon connu.

L'humérus répond aux dimensions suivantes, comparées à celles des espèces argentine et brésilienne :

TABLEAU XVI
Humérus de *Palaeolama*

	<i>P. Reissi</i> (R. Hoffstetter)	<i>P. major</i> (H. Winge)	<i>P. paradoxa</i> (A. Cabrera)
Longueur totale : variation.....	302-316 (7 ex.)	261 (1 ex.)	279-297 (2 ex.)
— moyenne.....	309	261	288
Largeur proximale maxima : variation.....	81-92 (2 ex.)	79 (1 ex.)	76-81 (2 ex.)
— moyenne.....	87,5	79	78,5
Largeur distale maxima : variation.....	65,2-79 (11 ex.)		
— moyenne.....	72,9		
Largeur de l'articulation distale : variation.....	54-64,5 (12 ex.)	47,5-54,5 (13 ex.)	57-60 (3 ex.)
— moyenne.....	60,5	51	58,2

Il est difficile d'interpréter exactement certains de ces chiffres, car en particulier la largeur proximale varie grandement suivant la façon dont elle est mesurée. Cependant, on observera que, dans l'ensemble, l'humérus de *P. Reissi* est légèrement plus long, et surtout nettement plus

massif que celui des deux espèces de comparaison. Il convient d'ailleurs de noter sa grande variabilité, dont on trouvera un exemple dans la comparaison des deux vues proximales (V. 1855 et V. 80) de la fig. 99 *hd.* et *hg.*, où cependant les deux échantillons accusent une longueur presque égale.

De toute façon, la tête articulaire est toujours très élargie. Le tubercule interne ou trochin est plus élevé que l'externe ou trochiter ; on retrouve la même disposition chez le Chameau ; tandis que chez *P. paradoxa* et, semble-t-il, chez *P. major*, les deux tubérosités sont approximativement au même niveau ; chez *Lama*, c'est le trochiter qui est le plus élevé. La ligne anconée est bien nette et paraît plus oblique que chez *Lama*. La tubérosité deltoïde est moins accusée que chez ce dernier genre ou que chez *P. paradoxa*. Vu de profil, l'os est beaucoup plus nettement courbé en S que chez *Lama*, par suite du fort bombement de la région située au-dessus de la fosse olécranienne. L'épitrachée est faible ; mais l'épicondyle est très saillant, beaucoup plus que chez *P. paradoxa* ou *P. major*, exagérant encore la disposition observée chez *Lama*. La crête supinatoire est plus marquée que celle de *Lama*.

L'indice huméro-fémoral, calculé sur les moyennes, est égal à 80, et par conséquent conforme à ce que l'on observe chez les Camélidés, où, selon A. Cabrera, il varie de 74 à 90.

Le radio-cubitus (fig. 99 *r.-c.d.*) répond aux dimensions du tableau XVII, p. 332.

Remarquons que le seul radio-cubitus complet (V. 1853) est un échantillon relativement court, qui correspond à un radius de 322 mm de long. On peut admettre, d'après la variation des radius, les chiffres de 375-420 comme variation probable du radio-cubitus.

De toute façon, à cet égard, *P. Reissi* est très comparable à *P. major* et à *P. Weddelli*, tandis que *P. paradoxa* se singularise par une elongation plus marquée du même élément. Ceci apparaît dans la comparaison des indices huméro-radiaux : l'indice, calculé sur les moyennes, atteint 89,5 chez *P. Reissi* ; il est donc nettement plus élevé que chez *P. paradoxa* et *C. dromedarius* (= 72), lesquels sont des animaux coureurs de plaines basses ; il dépasse aussi celui de *Camelus bactrianus* (= 80), mais ne diffère guère de celui du *Lama* (= 85 en moyenne). Celui de *P. major*



FIG. 99. — *Palaeolama Reissi* (BRANCÓ). — *om.*: omoplate gauche incomplète, EPN, V. 1635 ; *h. d.*: humérus droite, V. 1855 ; *h. g.*: humérus gauche, V. 80 ; *r.-c.d.*: radio-cubitus droits (à gauche : V. 1860, à droite : V. 1853) ; *c. g.*: canon antérieur gauche, V. 1561, petit exemplaire ; *c. d.*: canon antérieur droit, V. 1561, grand exemplaire. $\times 1/5$. — *ph. a.*: phalange proximale postérieure, V. 1611 ; *ph. p.*: ph. proximale antérieure, V. 569. $\times 2/5$.

Puninien, Chalán, Punín (Chimborazo) sauf *r.-c. d.* de gauche qui est de El Colegio et *ph. a.* de Q. Colorada, coll. C. Reyes.

est incertain ; cependant les pièces étudiées par H. Winge donneraient 83 et placeraient l'espèce brésilienne au voisinage de la forme andine plutôt que de *P. paradoxa*.

TABLEAU XVII

Radio-cubitus de *Palaeolama*.

	<i>P. Reissi</i> (R. Hoffstetter)	<i>P. Weddelli</i> (M. Boule)	<i>P. major</i> (H. Winge)	<i>P. paradoxa</i> (A. Cabrera)
Longueur du radio-cubitus	376 (1 ex.)			462 et 501
Longueur du radius, de la pointe antérieure proximale à l'articulation distale : variation.	322-362 (4 ex.) 345	350 350	313 313	405 et 408 406,5
— moyenne.	64,6-71 (11 ex.) 67,1		49-57 (3 ex.) 52,7 ¹	63 et 73,5 68,2
Largeur proximale du radius : variation.	65,2-70 (6 ex.) 67,0			70 et 78 74
— moyenne.	54-59,8 (8 ex.) 57,0	50 50	44-53,5 (5 ex.) 48,8	
Largeur de l'articulation distale : variation.				
— moyenne.				

Le cubitus se caractérise par un olécrâne relativement court. L'os se prolonge le long du radius, auquel il se soude ; cependant, comme chez le Lama actuel, la partie distale est individualisée par une fente constante.

Le radius est très courbé, et plus élargi distalement que chez le Lama.

Je connais le carpe par les éléments suivants : 3 scaphoïdes, 4 lunaires, 3 pyramidaux, 2 pisi-formes, 1 trapézoïde, 3 magnums et 3 unciformes. Ils ne présentent pas de différences importantes avec les pièces homologues du Lama actuel. L'observation de A. Cabrera, selon laquelle l'ensemble du carpe serait nettement plus large en haut qu'en bas, a probablement une simple valeur spécifique et s'accorde avec le radius très large distalement et le métacarpe grêle de *P. paradoxa* ; mais ce caractère ne s'observe pas chez la forme trapue de montagne ici considérée.

Les métacarpiens (fig. 99 c.g. et c.d.) sont beaucoup plus trapus que ceux des Lamas et Alpacas actuels. L'extrémité proximale est particulièrement large et relativement peu profonde antéro-postérieurement ; les 3 facettes articulaires pour le trapézoïde, le magnum et l'unciforme, occupent presque toute la surface et ne laissent qu'un évidement réduit dans la partie centrale postérieure. La diaphyse est très large et les joues latérales postérieures sont très vigoureusement développées. Les dimensions apparaissent dans le tableau XVIII.

On voit immédiatement que le métacarpien de *P. Reissi* est comparable à celui de *P. major* quant à la longueur, mais qu'il est plus massif. Le lectotype de *P. Weddelli*, autant qu'on puisse en juger par la figure, est très semblable à l'espèce de Branco, aussi bien par sa longueur que par ses proportions. Par contre, *P. paradoxa* est considérablement plus long et plus grêle, comme il convient à un animal adapté à la vie des pampas. Il en résulte de grandes différences entre ces espèces en ce qui concerne l'indice métacarpo-huméral. Les longueurs moyennes des deux os chez *P. Reissi* donnent pour cet indice une valeur probable de 91, pratiquement identique à celle de *Lama glama* (= 90) ; il faut s'attendre à des chiffres très comparables pour les espèces brésilienne et bolivienne ; par contre le même indice s'élève au chiffre extraordinaire de 118 chez *P. paradoxa* d'après A. Cabrera.

1. La mesure de H. Winge concerne, semble-t-il, la largeur de l'articulation proximale et non la largeur proximale maxima du radius, ce qui expliquerait sa valeur faible.

TABLEAU XVIII

Métacarpe de *Palaeolama*.

	<i>P. Reissi</i> (R. Hoffstetter)	<i>P. Weddelli</i> (type)	<i>P. major</i> (H. Winge)	<i>P. paradoxa</i> (A. Cabrera)
Longueur : variation.....	266-300 (7 ex.)		248, 283 (juv.)	337 et 343
— moyenne.....	283,3			340
Largeur proximale : variation.....	48,6-58,7 (16 ex.)	54	43-46,5 (9 ex.)	37,7 et 47
— moyenne.....	53,6 ¹		44,7	42,3
Largeur au milieu : variation.....	27,8-35,4 (11 ex.)	28	25-28,5 (2 ex.)	28 et 28,6
— moyenne.....	32,1 ¹		26,7	28,3
Largeur distale : variation.....	60,5-68 (14 ex.)			50,3 et 55
— moyenne.....	63,1			52,6

Dès doigts antérieurs, je connais un certain nombre de phalanges proximales (fig. 99 *ph.p.*) et aussi quelques deuxième phalanges, troisième phalanges et os sésamoïdes. Les premières pièces donnent les chiffres suivants :

TABLEAU XIX

Phalange proximale antérieure de *Palaeolama*.

	<i>P. Reissi</i> (14 ex.) (R. Hoffstetter)	<i>P. Weddelli</i>		<i>P. major</i> (Winge)	<i>P. paradoxa</i> (A. Cabrera)
		cotype	ex. Ameghino		
Longueur totale.....	77,4 à 87,9 moy. 83,7	95	100 ⁺	→ 103	90,8 à 95
Largeur maxima proximale.....	28,7 à 34,2 moy. 30,9	33	32		25,2 à 26,3
Largeur articulaire proximale.....	26,5 à 29,7 moy. 28,6	28	30		
Épaisseur proximale.....	27,5 à 33,5 moy. 29,7				28,4 à 29
Largeur maxima de l'articulation distale.....	23,7 à 28,3 moy. 25,8	27	29		21,3 à 23

A ce sujet, il convient de noter que la série de 14 exemplaires recueillis à Punín est très continue, puisque les longueurs respectives sont les suivantes : 77,4 ; 79,7 ; 80 ; 81,3 ; 81,5 ; 82,7 ; 83,5 ; 84,7 ; 85 ; 86,8 ; 87 ; 87,3 ; 87,5 ; 87,9. Une pièce figurée par W. Branco [1883, pl. XV, fig. 7] est certainement aussi une phalange antérieure et mesure 86,5 ; elle entre donc encore dans la marge de variation ainsi établie. C'est pourquoi je doute qu'une autre pièce homologue, que j'ai récoltée dans la quebrada de Guaslán (gis. 29), et qui mesure 94,2, puisse appartenir à la même espèce, d'autant qu'elle se distingue en outre par son aspect nettement plus grêle.

On remarquera que la première phalange antérieure de *P. Reissi* est plus courte et plus épaisse que celle de *P. paradoxa*. Elle est également plus courte que deux pièces de *P. Weddelli* figurées l'une par P. Gervais [1855], l'autre par F. Ameghino [1889], mais présente des proportions très comparables. En ce qui concerne *P. major*, H. Winge [1906, p. 16] donne seulement les maxima

1. Ces lots contiennent vraisemblablement quelques individus subadultes, de sorte que les moyennes sont plutôt faibles.

de longueurs observés dans deux gisements, maxima qui correspondent évidemment à des phalanges antérieures, toujours plus longues que les postérieures : ceux-ci suffisent en tout cas à montrer que la phalange proximale de *P. major* sortait des limites de variation de *P. Reissi* et indiquait un animal à extrémités plus allongées.

Le rapport de la première phalange antérieure au métacarpe est de 1 à 3,4 environ chez *P. Reissi*, de 1 à 3 chez le Lama et de 1 à 4 chez *P. paradoxa*.

BASSIN ET MEMBRE POSTÉRIEUR. — Divers bassins (fig. 100) ont pu être observés, dont certains en état de conservation satisfaisant. Il est cependant difficile de donner leurs dimensions car, en général, les pointes extrêmes de l'ilion et le *tuber ischiadum* sont brisés. Cependant, on aura une idée de la variabilité de la taille de cette pièce en notant que la distance maxima entre les bords externes des cavités cotyloïdes est de 208, 210 et 241 dans 3 exemplaires bien conservés et qu'en outre un demi-bassin d'un individu plus grand encore indique que cette dimension peut dépasser 250 mm.

Dans son ensemble et dans ses détails, l'os est très semblable à celui des Lamas actuels. Cependant il est relativement plus court et plus large. De ce fait le trou obturateur est plus arrondi, moins ovale que chez le Lama. La symphyse pelvienne, au lieu d'être subrectiligne sur son bord ventral, est déprimée dans sa région pubienne et saillante dans sa partie ischienne, ce qui lui donne un profil en S allongé. Le bord dorsal de l'ilion est régulièrement incurvé et ne montre pas l'expansion que l'on observe chez le Lama et l'Alpaca au niveau de l'articulation sacrée.

Un certain nombre de fémurs (fig. 101 A), dont 4 complets, ont été recueillis à Punín. Leurs dimensions sont les suivantes :

TABLEAU XX

Fémur de *Palaeolama*.

	<i>P. Reissi</i> (R. Hoffstetter)	<i>P. major</i> (H. Winge)	<i>P. paradoxa</i> (A. Cabrera)
Longueur, depuis la tête art. jusqu'au condyle interne : variation.....	369-400,5 (4 ex.)	357 (juv.)	370 a
— moyenne.....	384,1		
Longueur, depuis le grand trochanter jusqu'au condyle externe : variation.....	358-394 (5 ex.)		
— moyenne.....	375,8		
Largeur proximale : variation.....	94,5-113 (5 ex.)	86-95 (3 ex.)	90
— moyenne.....	103,6	91	
Largeur de la diaphyse : variation.....	32,6-38 (5 ex.)		31,3
— moyenne.....	35,2		
Largeur distale : variation.....	83-92,5 (13 ex.)	70	80
— moyenne.....	87,2		

En ce qui concerne la longueur, nous sommes mal renseignés sur *P. paradoxa* dont A. Cabrera n'a observé qu'un os, et plus encore sur *P. major* dont H. Winge n'a pu mesurer qu'un exemplaire juvénile. Il semble cependant que le fémur de *P. Reissi* est un os un peu plus long que celui des deux espèces de comparaison. Il est surtout plus robuste puisque, dans l'ensemble, les dimensions transversales des pièces adultes d'Argentine et du Brésil restent au-dessous des marges de variation trouvées chez *P. Reissi*.

L'os est fortement courbé. Son grand trochanter est un peu plus bas que la tête articulaire, comme chez les autres *Palaeolama* et chez *Camelus*, alors qu'il atteint ou dépasse légèrement le niveau de la tête chez *Lama*. Sur la face postérieure, la ligne inter-trochantérienne n'est pas

effacée comme chez *P. paradoxa* ou chez *Camelus* ; elle est au contraire très semblable à celle qu'on observe chez le Lama. La ligne âpre est très fortement marquée, et forme une excroissance qui est constante à son extrémité inférieure, quand elle rejoint les crêtes sus-condyliennes.

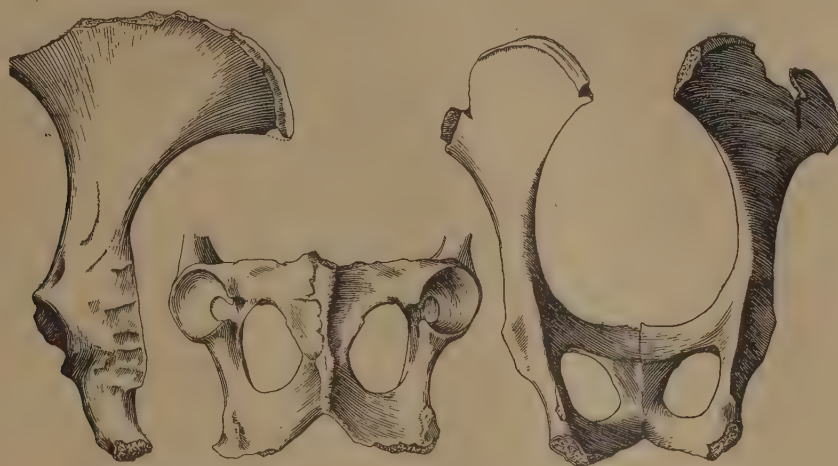


FIG. 100. — *Palaeolama Reissi* (BRANCO). Deux bassins, $\times 1/5$.

A gauche : EPN. V. 1530. — A droite : EPN. V. 1532. Q. Colorada, Punín (Chimborazo), coll. C. Reyes.

Les deux crêtes sus-condyliennes sont vigoureuses et limitent une surface triangulaire concave ; la crête interne forme vers le milieu de son parcours une excroissance très saillante ; la crête externe dessine une large ligne rugueuse qui est, au contraire, très effacée chez le Lama.



FIG. 101. — *Palaeolama Reissi* (BRANCO).

A : EPN, V. 1510, fémur droit, Puninien, Q. Grande, Punín (Chimborazo), coll., C. Reyes. — B : V. 1511, tibia droit, coll. C. Reyes. — C : V. 82, tibia gauche, coll. R. Hoffstetter. Puninien, Chalán, Punín (Chimborazo). $\times 1/5$.

Je ne connais qu'un exemplaire de rotule, dont la morphologie est classique. Sa longueur totale atteint 77 mm, et sa largeur 37. La face articulaire mesure 59 de long.

Le tibia (fig. 101 B, C) répond aux dimensions suivantes :

TABLEAU XXI

Tibia de *Palaeolama*.

	<i>P. Reissi</i> (R. Hoffstetter)	<i>P. major</i> (H. Winge)	<i>P. paradoxa</i> (A. Cabrera)
Longueur : variation.....	353-405 (7 ex.)	365-383 (2 ex.)	384
— moyenne.....	376,1	374	
Largeur proximale : variation.....	95-100 (6 ex.)	80-84 (3 ex.)	
— moyenne.....	96,9	82,7	
Largeur distale : variation.....	63-74,6 (12 ex.)	50-52 (7 ex.)	55,5
— moyenne.....	68,2	51,1	

Il résulte de ces mesures que les os des trois espèces présentent une longueur très comparable. Mais celui de *P. Reissi* est nettement plus robuste et dépasse tous les autres par ses dimensions transversales.

En ce qui concerne la morphologie de détail, A. Cabrera a insisté sur le fait que, chez *P. paradoxa*, l'apophyse qui sépare les échancrures astragaliennes atteint le même niveau que la malléole interne. Je retrouve ce caractère chez *P. Reissi*, où même la malléole peut être un peu plus saillante vers le bas, mais je ne vois pas de différences sensibles chez le Lama et l'Alpaca.

Les variations observées dans la longueur du tibia de *P. Reissi* encadrent celles du fémur. Mais les moyennes tendent à prouver que, chez un même individu, le tibia était un peu plus court que le fémur. C'est la règle presque générale chez les Camélidés, alors que, selon A. Cabrera, *P. paradoxa* possédait un tibia qui excédait légèrement la longueur du fémur, en accord avec ce que nous avons déjà dit de l'élongation de ce *Palaeolama* des pampas.

Le péroné, comme il est de règle chez les Camélidés, n'est représenté que par un petit os malléolaire, dont j'ai observé 2 exemplaires en tous points semblables à ceux du Lama.

L'astragale présente également une morphologie banale. Ses dimensions sont les suivantes :

TABLEAU XXII

Astragale de *Palaeolama*.

	<i>P. Reissi</i> (R. Hoffstetter)	<i>P. Weddelli</i> (P. Gervais)	<i>P. major</i> (H. Winge)	<i>P. paradoxa</i> (A. Cabrera, C. Rusconi)
Longueur maxima sur le bord externe : variation.....	56,5-69 (11 ex.)	65	49-57,5 (17 ex.)	53-68
— moyenne.....	62,1		53,2	60,7
Longueur sur le bord interne : variation.....	51,8-63,5 (8 ex.)			
— moyenne.....	57,3			
Largeur distale : variation.....	35-43,4 (9 ex.)		30-38 (17 ex.)	32,5-44,6 (3 ex.)
— moyenne.....	39,7		34,4	37,6

On voit par là que cet élément est très comparable dans les 4 espèces ; cependant l'ensemble observé chez *P. major* indique des dimensions systématiquement plus faibles, et le nombre des pièces mesurées rend cette différence significative.

Le calcanéum donne les chiffres suivants :

TABLEAU XXIII

Calcanéum de *Palaeolama*.

	<i>P. Reissi</i> (R. Hoffstetter)	<i>P. major</i> (Winge)	<i>P. paradoxa</i> (Cabrera)
Longueur totale : variation.....	109,6-122 (8 ex.)	103-117 (9 ex.)	102,6
— moyenne.....	115,9	108,3	(subadulte)
Épaisseur maxima sur l'apophyse cochléaire : variation	52,2-64,6 (8 ex.)	45-51,5 (8 ex.)	49,5
— moyenne.....	57,4	48,2	

L'ensemble est encore très comparable, mais *P. Reissi* démontre dans cet élément une robustesse plus marquée, qui paraît significative puisque les marges de variation de l'épaisseur maxima ne se chevauchent même pas entre l'espèce équatorienne et celle du Brésil.

Les autres os du tarse, dont je connais 8 cul oïdes, 2 naviculaires et 3 grands cunéiformes (ectocunéiformes), ne soulèvent aucune observation particulière.

Le métatarse (fig. 102 B), comparé à celui du Lama et de l'Alpaca, se distingue par ses proportions plus lourdes, surtout dans la diaphyse. L'extrémité proximale est relativement plus large et moins épaisse ; l'apophyse sous-cuboïde est moins saillante vers l'arrière, plus proche des surfaces articulaires pour le cuboïde et le grand cunéiforme ; ces dernières surfaces sont échancrées sur leur bord interne, ce qui leur donne un contour réniforme. La face postérieure est limitée par deux joues dont l'externe est ici considérablement plus développée que l'interne, et se prolonge longuement vers l'extrémité distale.

Les mesures essentielles apparaissent dans le tableau XXIV, où sont comparées les 6 espèces reconnues dans le genre *Palaeolama*.

L'examen de ces chiffres montre que *P. paradoxa* se sépare de toutes les autres espèces par son métatarse beaucoup plus long et plus grêle. Les 5 autres formes accusent des longueurs comparables, mais *P. crassa* est de beaucoup plus massif, tandis que *P. major* est plus grêle. Il est impossible de séparer, sur les dimensions des métatarsiens, les 3 espèces *P. Reissi*, *P. aequatorialis* et *P. Weddelli*. L'indice métatarso-fémoral, calculé sur les moyennes, atteint 71,5 chez *P. Reissi*. Il est donc pratiquement identique à celui de *Lama* (= 72), tandis qu'il s'élève à 87 chez *P. paradoxa* d'après A. Cabrera. On note également que, chez *P. Reissi* comme chez *Lama*, le canon postérieur est un peu plus court et moins robuste que celui de la patte antérieure.

La phalange proximale postérieure (fig. 99 ph. a.) m'est connue par 12 pièces adultes qui se répartissent assez régulièrement entre 68 et 76 de longueur, par 5 juvéniles dont l'épiphyse est partiellement soudée et qui atteignent 58,8 à 65,5, et par des pièces plus jeunes désépiphysées. Les dimensions des adultes apparaissent dans le tableau XXV.

FIG. 102. — *Palaeolama*. Canons postérieurs. $\times 1/5$.

A : V. 3025, *P. aequatorialis* nov. sp., métatarsien gauche, paratype, Cañonien, La Carolina (Guayas). — B : V. 1849, *P. Reissi* (BRANCO), métatarsien droit, Puninien, Chalan, Punin (Chimborazo). — C : V. 3026, *P. crassa* nov. sp., métatarsien droit, type, Chichéen, Río Chiche (Pichincha).

TABLEAU XXIV

Métatarsiens de *Palaeolama*.

	<i>P. Reissi</i> (R. H.)	<i>P. aequatorialis</i> (R. H.)	<i>P. crassa</i> (R. H.)	<i>P. Weddelli</i> (M. Boule)	<i>P. major</i> (H. Winge)	<i>P. paradoxa</i> (A. Cabrera)
Longueur totale : variation.....	249-297 (9 ex.)	282	294	289,5	270-290 (5 ex. ad.)	326-328 (2 ex.)
— moyenne.....	275				278,2	327
Longueur sans l'apophyse sous-cuboïde : variation.....	238-287 (9 ex.)	271	281	283,5		315-320 (2 ex.)
— moyenne.....	263,2					317,2
Largeur maxima proximale : variation.....	44,7-51,5 (16 ex.)	48,6	60	51	37,5-41,5 (13 ex. ad.)	39-40 (2 ex.)
— moyenne.....	48,6				39,5	39,5
Largeur minima au milieu : variation.....	27,3-31,4 (16 ex.)	29	37,8	30	23,5-25 (5 ex. ad.)	24-26 (2 ex.)
— moyenne.....	29,3				23,7	25
Largeur maxima distale : variation.....	53,6-60,4 (12 ex.)	60	68	60		45,6-47 (2 ex.)
— moyenne.....	57,1					46,3

TABLEAU XXV

Phalange proximale postérieure de *Palaeolama*.

	<i>P. Reissi</i> (R. Hoffstetter)	<i>P. paradoxa</i> (A. Cabrera)
Longueur totale : variation.....	68-76 (12 ex.)	78
— moyenne.....	71,4	
Largeur maxima proximale : variation.....	26-28,8 (9 ex.)	23.6
— moyenne.....	27,7	
Largeur de l'articulation proximale : variation.....	24,5-26,4 (7 ex.)	
— moyenne.....	25,5	
Épaisseur maxima proximale : variation.....	25,4-28 (8 ex.)	23.7
— moyenne.....	26,4	
Largeur de l'articulation distale : variation.....	21,5-22,8 (10 ex.)	20
— moyenne.....	22,3	

On observe encore ici des doigts un peu plus courts et plus massifs que ceux de *P. paradoxa*.

Le rapport entre la longueur de la phalange proximale et celle du métatarse chez *P. Reissi* est égal, d'après les moyennes, à 1 : 3,85. Une mesure directe effectuée sur un métatarsien gauche accompagné de la première phalange du IV^e doigt (V. 1568) donne le rapport 1 : 3,72, très semblable ; ceci confirme la valeur que j'attribue aux indices établis à partir des valeurs moyennes. Ce rapport est voisin de celui que j'observe chez un Lama juvénile (1 : 3,53) et plus encore de celui trouvé chez un Alpaca adulte (1 : 3,83). Chez *Palaeolama paradoxa*, il atteint 1 : 4,2 d'après les chiffres donnés par A. Cabrera.

En résumé, *P. Reissi* est un animal évidemment apparenté aux espèces de *Palaeolama* connues en Argentine, Bolivie et Brésil. Sa grande taille, la présence constante de deux prémolaires infé-

rieures, ses molaires supérieures définitives pourvues d'endostyles, son dolichognathisme, tout concorde pour le faire entrer dans le genre *Palaeolama*.

En ce qui concerne ses proportions, il diffère franchement de *P. paradoxa* et se rapproche au contraire du groupe constitué par *P. Weddelli*, *P. major* et les deux espèces équatoriennes que nous décrirons plus loin. Les différents indices qui permettent de comparer les segments des membres sont très voisins de ceux de *Lama* chez *P. Reissi* et probablement chez les autres espèces du genre à l'exclusion de *P. paradoxa*; ce dernier est caractérisé par une élongation des segments distaux en relation avec sa vie dans la pampa. *P. Reissi* est au contraire une espèce de montagne, aux formes plutôt trapues. Autant qu'on puisse en juger, ses différents éléments squelettiques concordent parfaitement avec ceux d'une autre espèce andine, *P. Weddelli*, du Pléistocène ancien de Bolivie; mais on doit remarquer que l'échelle de variation de celle-ci n'a pas encore été établie. L'espèce équatorienne se distingue par son âge plus récent, par son habitat plus nordique; et, morphologiquement, par la présence éventuelle (probablement constante chez les mâles) d'ectostylides aux molaires inférieures. Il est d'ailleurs probable qu'une connaissance meilleure de l'espèce de Tarija permettrait de mettre en évidence d'autres caractères distinctifs.

Palaeolama sp.

Je me contenterai de mentionner ici une phalange proximale antérieure (V. 566), que j'ai récoltée dans la cangahua du 3^e Interglaciaire de Guaslán, près de San Luis (gis. 29), non loin de Punín. Cette pièce apparaît à première vue plus longue et plus grêle que celles de *P. Reissi*, et semble sortir des limites de variation de cette dernière espèce. Elle mesure en effet 94,2 de long, 30,2 de largeur maxima proximale, 29,4 d'épaisseur proximale et 25 de largeur distale.

Si nous considérons sa longueur, nous observons que 14 exemplaires recueillis à Punín et un échantillon du même gisement figuré par W. Branco [1883] forment une série continue, dont les longueurs sont les suivantes : 77,4; 79,7; 80; 81,3; 81,5; 82,7; 83,5; 84,7; 85; 86,5; 86,8; 87; 87,3; 87,5; 87,9. A première vue la pièce de Guaslán se sépare nettement de la série, avec sa longueur égale à 94,2. On peut chercher à préciser si cette différence est significative. Les 15 éléments cités de *P. Reissi* donnent une moyenne $m = 83,9$ et un écart standard $\sigma = 3,23$. La pièce isolée diffère de la moyenne de *P. Reissi* et la divergence est $d = 10,3$ qui dépasse le triple de l'écart standard et paraît donc significative. Cette conclusion est confirmée par le fait que les dimensions transversales de la pièce de Guaslán sont au contraire légèrement inférieures à la moyenne des chiffres correspondants de *P. Reissi*, alors qu'elles devraient correspondre aux plus fortes valeurs s'il s'agissait d'un exemplaire exceptionnellement puissant de la même espèce.

Il serait téméraire de fonder une espèce particulière sur cette pièce isolée. Il faudrait en tout cas la comparer avec les autres formes de *Palaeolama* déjà décrites. Mais il est intéressant de noter qu'une espèce plus haute et plus grêle que *P. Reissi*, apparemment rare, et que je place provisoirement dans le genre *Palaeolama*, a dû habiter les Andes équatoriennes durant le 3^e Interglaciaire.

Palaeolama aequatorialis sp. nov.

Fig.-texte 97 A, 102 A, 103 et 104.

(?) = *Protauchenia* SPILLMANN [1933, p. 384].

= *Protauchenia* (syn. de *Palaeolama* ?) sp. HOFFSTETTER [1948 a].

= *Protauchenia reissii* BRANCO Spillmann [1948, p. 236] nec *P. Reissi* BRANCO [1883].

MATÉRIEL. — *Holotype* : EPN, V. 3020 : une branche mandibulaire droite incomplète, avec la série P_4 - M_3 et l'alvéole de P_3 .

Paratypes :

- EPN, V. 100; une branche mandibulaire droite incomplète, d'un animal jeune avec la série Dp_4-M_3 et l'alvéole de Dp_3 .
- V. 3021 : une canine supérieure intacte.
- V. 95 : partie distale d'humérus gauche.
- V. 99 : scaphoïde gauche.
- V. 1448 : pyramidal gauche.
- V. 97 : partie proximale de métacarpien droit.
- V. 3022 : partie distale de métacarpien gauche.
- V. 3023 : phalange proximale antérieure désépi-physée.
- V. 1507 : 2^e phalange antérieure adulte.
- V. 102 : fragment de bassin (ischion et partie de l'ilion gauche).
- V. 98 : rotule gauche.
- V. 93 : tibia gauche juvénile incomplet.
- V. 1534 : calcanéum droit incomplet distalement.
- V. 101 : astragale droite.
- V. 3025 : métatarsien gauche.
- V. 105 : phalange proximale postérieure, désépi-physée.
- V. 3024 : 2^e phalange postérieure.

Matériel rapporté à la même espèce : Quelques pièces (EPN, UC, MMG), appartenant aux catégories précédentes.

GISEMENT ET AGE. — Tout ce matériel provient du Pléistocène supérieur (Carolinien) de la région de La Carolina (gis. 34).

La première mention que je connaisse de l'existence d'un Camélidé fossile sur la côte équatorienne est due à F. Spillmann [1938]. Ou plus exactement, une phrase assez obscure, écrite à propos de la description originale de « *Neohippus* » *santae elenae*, indique la présence d'un *Protauchenia* dans la faune contemporaine de celui-ci. Aucun Camélidé ne figure dans la liste que F. Spillmann a publiée en 1942 sur la faune de La Carolina; en 1948, il mentionne *Protauchenia reissii* BRANCO dans le même gisement. En fait, il existe diverses pièces de l'espèce ici étudiée, dans les collections de cet auteur; certaines sont étiquetées *Protauchenia* nov. sp.; d'autres sont placées sous la rubrique *Neohippus santae elenae*; d'autres, enfin, n'ont pas été déterminées.

En 1948, après mes premières fouilles sur la côte équatorienne, j'ai confirmé l'existence, dans le Pléistocène supérieur de cette zone littorale, d'un authentique Camélidé, voisin de *P. Reissi*, en suggérant qu'une étude en cours pourrait conduire à réunir les genres *Protauchenia* et *Palaeolama*.

J'ai pu croire pendant un certain temps que cette espèce littorale était la même que celle des Andes, connue comme *P. Reissi*. Et en effet, il est pratiquement impossible de distinguer les différents éléments squelettiques des deux formes, tout au moins en ce qui concerne les pièces connues. Mais par contre une observation plus précise de la série dentaire inférieure m'a montré que les molaires de *P. aequatorialis* sont systématiquement plus petites que celles de *P. Reissi*, et qu'elles se placent en dehors des limites de variations observées chez l'espèce andine. C'est essentiellement sur cette base, à laquelle il faut ajouter quelques détails de morphologie dentaire, que je fonde la nouvelle espèce. Il est regrettable qu'on ne connaisse encore rien de son crâne et de ses dents supérieures, dont l'étude mettrait sans doute en évidence d'autres caractères distinctifs.

La mandibule n'est connue que par deux pièces incomplètes (fig. 103), l'une avec la série P_4-M_3 et l'alvéole de P_3 , l'autre avec la série Dp_4-M_3 et l'alvéole de Dp_3 . Il faut y ajouter une M_1 isolée. Toutes ces pièces sont très homogènes quant à leur taille; leur petitesse relative, comparée à la robustesse des os trouvés dans le même gisement, me fait supposer qu'il s'agit dans les trois cas d'individus femelles. Mais nous verrons que, même dans cette hypothèse, les dents connues sont toutes plus petites que celles qui paraissent appartenir à des femelles de *P. Reissi*.

En ce qui concerne leur morphologie, on notera d'abord que toutes ces dents sont privées d'ectostylide. Je ne crois pas devoir accorder trop d'importance à ce caractère distinctif, car une fois encore, je ne connais aucune dent certaine de mâle, et il n'est pas impossible que celles-ci soient pourvues de colonnettes interlobulaires. Le second caractère évident est l'effacement des plis antérieurs, parastylide et surtout protostylide, même dans les dents peu usées. Cette parti-

cularité, jointe à la petite taille des dents, pourrait conduire à rapprocher *P. aequatorialis* de certains grands Lamas fossiles de la région australe, en particulier de *L. angustimaxila*. La connaissance des molaires supérieures apporterait sans doute un élément utile à la discussion. Mais je répète que les os associés à ces mandibules sont pratiquement identiques à ceux de *P. Reissi* et se révèlent plus massifs que ceux de *P. major*, ces deux dernières espèces étant des *Palaeolama* indiscutables. J'ajouterai que nous avons déjà vu que *P. Reissi* démontrait une tendance à l'effacement de ses plis antérieurs. Enfin, on peut faire valoir un argument d'ordre biologique : aucun représentant du genre *Lama* n'est encore connu comme ayant vécu dans des zones de climat tropical¹ ; par contre, *Palaeolama* a eu un représentant authentique au Brésil. Toutes ces observations me conduisent à placer *P. aequatorialis* dans ce dernier genre.

Une autre observation montre qu'il ne faut sans doute pas accorder trop d'importance à certains détails de la morphologie dentaire. C'est ainsi que la M_3 du jeune exemplaire (V. 100) porte sur le flanc interne de son lobe postérieur un pilier supplémentaire bien individualisé, appuyé contre l'entostyloïde, que l'on peut observer sur la fig. 103 à droite. Il semble que ce soit une exagération

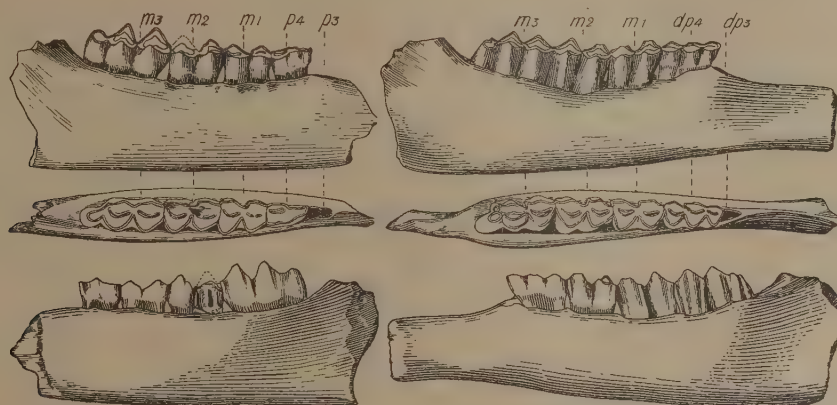


FIG. 103. — *Palaeolama aequatorialis* nov. sp.

A gauche : EPN, V. 3020, type, branche mandibulaire droite, avec dentition définitive. — A droite : EPN, V. 100, paratype, branche mandibulaire droite, juvénile. $\times 2/5$. Carolinien, La Carolina (Guayas).

du caractère signalé plus haut dans une dent homologue de *P. Reissi* (fig. 96 K). On ne retrouve aucune trace de cet élément dans la M_3 de la mandibule plus âgée de *P. aequatorialis* (V. 3020, fig. 103 à gauche), sans qu'on puisse accuser une usure trop poussée d'être responsable de sa disparition. Il est fort probable que ces deux dents, si elles avaient été trouvées dans des gisements différents, auraient été placées dans des espèces et peut-être même des genres distincts. Mais le fait qu'elles proviennent de la même couche fossilifère, que les dimensions des deux séries dentaires sont très comparables dans leurs éléments communs, qu'elles ne présentent aucune autre différence morphologique notable, et qu'enfin les ossements associés suggèrent l'existence d'une seule espèce de Camélidé dans le gisement, tout cet ensemble d'observations concordantes ne peut laisser aucun doute sur l'appartenance des deux pièces à la même espèce et vraisemblablement au même sexe. De sorte que ce pilier, apparemment significatif, n'est en définitive qu'une variation individuelle, dont nous avons déjà signalé un autre exemple chez *P. Reissi*.

La série molariforme définitive, mesurée sur l'holotype, atteint approximativement (y compris

1. Je répète que la présence d'une petite espèce de Camélidé dans la faune des cavernes du Brésil, qui a reçu le nom de *Auchenia minor* par Lund et Liai, n'a pas été confirmée. Il s'agissait probablement de pièces immatures de *P. major*.

P_3 , qui est tombée) une longueur de 94 mm ; ce chiffre est très faible si on le compare aux mesures de *P. Reissi* où la plupart des pièces correspondent à une longueur supérieure à 102, la seule exception étant représentée par un exemplaire très usé, qui mesure encore 96 ; les chiffres trouvés chez *P. major* et *P. Weddelli* sont encore plus forts. Les deux séries connues de molaires définitives atteignent respectivement 69,5 et 71 chez *P. aequatorialis*, tandis que, si l'on met à part l'exemplaire très usé de *P. Reissi* (qui atteint 71), la valeur la plus faible observée chez les autres espèces du genre correspond à 77,6.

La seule dent de lait connue, une Dp_4 , trilobée comme de coutume, mesure 22,4 de long et 10,3 de large ; la même dent chez *P. Reissi* mesure encore 25,4 de long après une forte usure et peut atteindre 29,3, tandis que la largeur varie de 12,2 à 13,8. On notera que, dans l'exemplaire de *P. aequatorialis*, la vallée du second lobe se transforme en un golfe ouvert sur la muraille externe (fig. 103 à droite) ; mais il s'agit vraisemblablement d'une anomalie individuelle.

La dernière prémolaire, P_4 , bien que peu usée, atteint seulement 15,2 de longueur et 8,7 de largeur à la base. Les mêmes dimensions varient respectivement de 15,6 à 19,7 et de 9,4 à 11,4 chez *P. Reissi*. Seules certaines dents très usées de *P. paradoxa* s'abaissent un peu au-dessous de la longueur observée chez l'espèce littorale équatorienne.

En ce qui concerne les molaires définitives, trois M_1 mesurent $17,3 \times 13$, $19,5 \times 12,2$ et $19,5 \times 12,3$, la première étant moyennement usée et les autres très jeunes ; ces dimensions sont inférieures à celles observées chez les autres espèces dont les éléments homologues, même très usés, ne descendent que très exceptionnellement à 20 de longueur, tandis que la largeur est toujours supérieure à 14. Les deux M_2 connues mesurent $22 \times 13,2$ et $22 \times 14,2$, tandis que *P. Reissi* correspond à $22,5-28,6 \times 15-20,3$ en tenant compte des pièces très usées. Deux M_3 accusent 30×14 et $30,5 \times 13,3$; seule une dent anormale très usée de *P. Reissi*, montre une longueur moindre, 28,5 ; sauf cette exception je ne connais aucune dent homologue inférieure à 31 chez les autres espèces du genre ; en ce qui concerne la largeur, elle varie de 14,5 à 19 chez *P. Reissi*.

Tout cet ensemble cohérent conduit à considérer comme significatives la petitesse, et surtout l'étroitesse, des dents de *P. aequatorialis*, et à lui attribuer une valeur spécifique. Je répète cependant que la trouvaille de dents plus fortes attribuables à des mâles n'est pas impossible : elle conduirait peut-être à un chevauchement entre les marges de variation de *P. aequatorialis* et de *P. Reissi*, sans interdire pour autant la différenciation spécifique proposée ici.

Par contre, les divers ossements trouvés à La Carolina sont parfaitement conformes aux éléments homologues de *P. Reissi*, ou plus exactement se situent entre leurs limites de variation.

Une 4^e vertèbre cervicale juvénile (V. 94) et deux lombaires (V. 1535 et V. 1536) dont une adulte, correspondent, en forme et en dimensions, aux mêmes pièces de *P. Reissi*.

Une moitié distale d'humérus (V. 95) est très semblable à *P. Reissi* ; elle porte en particulier un épicondyle bien marqué qui la distingue de *P. major* et de *P. paradoxa*. Son extrémité mesure 72 de largeur maxima et 63,6 pour l'articulation.

Deux scaphoïdes et un pyramidal sont semblables à ceux de *P. Reissi*.

Je n'ai pas observé de métacarpien complet. Trois fragments permettent d'indiquer 29,2 comme largeur minima au milieu du canon, et 62,6-62,7 comme largeur de l'extrémité distale.

J'ai en mains une phalange proximale antérieure juvénile (privée de l'épiphyse proximale) et une deuxième phalange qui ne soulèvent pas d'observations. Mais une 1^{re} phalange observée au Musée municipal de Guayaquil m'a paru plus longue que celles de *P. Reissi*.

Un tibia désépiphysé est comparable à celui de l'espèce andine. Il en est de même d'une rotule gauche qui mesure 74,7 de longueur et 35 de largeur.

L'unique exemplaire de calcanéum (V. 1534) a perdu la pointe de son apophyse cuboïdienne. Il devait atteindre environ 115 de longueur totale ; son épaisseur dorso-plantaire maxima atteint

54,8. Il se distingue des éléments homologues de *P. Reissi* de même longueur par une largeur moindre, un aspect plus léger, particulièrement notable dans sa branche proximale qui est relativement mince et plus brusquement élargie à l'extrémité.

L'astragale est connue par deux exemplaires dont un adulte qui mesure 66,7 de longueur sur son flanc externe, 56,7 sur son bord interne et 43 de largeur distale, toutes dimensions compatibles avec celles de *P. Reissi*.

Un métatarsien complet (V. 3025, fig. 102 A) répond aux dimensions suivantes :

Longueur totale : 282. — Longueur sans le tubercule sous-cuboïde : 271. — Largeur maxima proximale : 48,6. — Largeur minima au milieu : 29. — Largeur maxima distale : 60.

La pièce se situe donc au voisinage de la moyenne observée chez *P. Reissi* et coïncide avec cette dernière espèce dans ses proportions.

Les doigts postérieurs ne sont connus que par une phalange proximale juvénile et par deux secondes phalanges dont une adulte.

En résumé, une espèce de *Palaeolama*, encore incomplètement connue, a habité la côte équatorienne durant le Pléistocène supérieur. Elle représente, avec *P. major* du Brésil oriental, la seule forme du genre qui ait vécu en climat tropical. Elle se distingue de l'espèce brésilienne par les proportions plus lourdes de ses os longs et par ses molaires plus petites, à protostylides effacés.

Par ses membres, elle rappelle surtout *P. Reissi*, mais s'en différencie par les caractères dentaires déjà signalés et vraisemblablement par une tête plus fine.

Ces trois espèces intertropicales, dont deux au moins appartiennent au Pléistocène supérieur, forment un ensemble dont les différences connues sont assez faibles, bien que clairement significatives. Il se peut qu'une connaissance plus complète des trois formes conduise par la suite à les considérer comme les résultats de la différenciation d'une même espèce dans trois habitats distincts : couloir interandin et zones tropicales à l'E et à l'W des Andes. Il est cependant hautement probable que les ectostylides, connus chez les grands exemplaires de la forme andine, et qui n'ont jamais été signalés dans une autre espèce, ont une valeur spécifique. Quant aux deux formes tropicales, leurs proportions distinctes et leur éloignement géographique ne permettent guère de les réunir. Il est donc plus prudent d'accepter provisoirement les trois coupures comme des espèces.

Palaeolama crassa sp. nov.

Fig.-texte 102 C et 101.

= *Protauchenia* sp. nov. SPILLMANN [1938, p. 377].

TYPE : EPN, V. 3026 : Un métatarsien droit, coll. F. Spillmann.

GISEMENT ET NIVEAU GÉOLOGIQUE. — Río Chiche, à l'E de Quito. Chichéen (probablement 2^e Interglaciaire).

En 1938, F. Spillmann a mentionné l'existence d'un « *Protauchenia* », accompagné de « *Neohippus* » *Martinei*, « *Palaeoodoileus* » et « *Mastodon* » dans le gisement de Río Chiche (17), lequel, comme je l'ai déjà dit, est certainement antérieur à la 3^e Glaciation et correspond probablement au 2^e Interglaciaire de W. Sauer.

L'auteur n'a malheureusement donné aucune précision sur ce Camélidé. Mais un métatarsien complet de ce gisement (fig. 102 C) que j'ai retrouvé dans sa collection, correspond certainement au matériel qu'il avait en vue.

La pièce, qui possède une longueur comparable à celle des plus forts métatarsiens de *P. Reissi*, se distingue immédiatement de tous les Camélidés connus par ses proportions extraordinairement massives. Ses dimensions sont les suivantes :

Longueur totale : 294. — Longueur sans l'apophyse sous-cuboïde : 281. — Largeur maxima proximale : 60. — Largeur minima au milieu : 37,8. — Largeur maxima distale : 68.

Il ne fait pas de doute que ces dimensions sont irréductibles à celles des autres Camélidés décrits jusqu'à présent et qu'elles ont donc une signification spécifique.

En ce qui concerne la morphologie, on note sur la face postérieure que la joue externe est plus développée encore que chez *P. Reissi*, et accentue l'aspect exceptionnellement lourd de la pièce.

Je considère cette espèce nouvelle, *P. crassa*, comme un représentant du genre *Palaeolama*, chez lequel on observe une exagération des proportions massives déjà signalées chez les autres espèces de montagne, *P. Weddelli* et *P. Reissi*.

Il est curieux de constater à ce sujet une étrange similitude d'aspect entre le Cheval, *E. (A.) Martinei*, et le Camélidé *P. crassa*, du Chichéen des Andes équatoriennes. L'un et l'autre ont des formes pesantes qui leur confèrent une position extrême dans leur groupe respectif. Cette convergence est certainement en relation avec leur habitat andin. Mais elle pose un important problème en ce qui concerne la phylogénie des deux groupes et le peuplement des Andes équatoriennes. En effet, une filiation directe est impossible à imaginer de *P. crassa* à *P. Reissi*, pas plus que de *E. (A.) Martinei* à *E. (A.) Andium*. Au contraire le Camélidé, *P. Reissi*, comme le Cheval, *E. (A.) Andium*, du 3^e Interglaciaire des Andes équatoriennes, présentent des affinités avec les types correspondants du Pléistocène inférieur de Tarija (Bolivie). On est donc conduit à admettre que, dans les hautes vallées équatoriennes, la 3^e Glaciation correspond à un renouvellement de faune, assuré par une migration venue du S.

SÉPARATION DES ESPÈCES DE *PALAEOLAMA*.

Sur la base des observations précédentes, on doit reconnaître dans le genre *Palaeolama*, six divisions distinctes, toutes sud-américaines, que je considère comme des espèces. On peut y distinguer une forme de la pampa argentine (*P. paradoxa*), 3 des hautes vallées andines (*P. Weddelli*, *P. Reissi* et *P. crassa*), et 2 de la zone basse tropicale (*P. major* et *P. aequatorialis*). L'ensemble paraît assez homogène en ce qui concerne la plupart des caractères squelettiques. Les éléments les plus variables d'une forme à l'autre sont les métapodes et les molaires inférieures : c'est donc là qu'il faut chercher les bases nécessaires pour établir une clef des espèces.

La séparation sur la base des métapodes est particulièrement claire si l'on utilise une représentation graphique. Dans le diagramme de la fig. 104, j'ai représenté la longueur *L* du métatarsien, en fonction : a) de la largeur proximale, *p* ; b) de la largeur au milieu, *m* ; c) de la largeur distale, *d*. J'ai figuré également, par des cercles blancs, les moyennes établies sur les espèces connues par plusieurs échantillons.

On voit que la répartition des points est parfaitement concordante dans les trois cas. Il en serait de même dans un diagramme intéressant les métacarpiens, que je n'ai pas cru indispensable de reproduire ici.

Dans tous les cas, on voit que les points représentatifs se répartissent autour de 4 droites d'égale pente, mais dont l'ordonnée à l'origine est différente ; ceci traduit les proportions de l'os, qui peut être plus ou moins grêle ou massif selon les espèces.

P. paradoxa est bien séparé des autres groupes. Les points représentatifs de ses métatarsiens se situent au voisinage des droites suivantes : a) $L = 7p + 50$; b) $L = 18m - 123$; c) $L = 12d - 230$.

Les trois droites se trouvent toujours situées à l'extrême gauche des graphiques, indiquant par là un aspect particulièrement svelte de l'os considéré. Ces métatarsiens se distinguent en outre de ceux des autres espèces par leurs longueurs absolues, comprises entre 320 et 330, et qui dépassent nettement toutes les autres valeurs. Mais on est peu renseigné sur les limites de variation de l'espèce, étant donné que deux os seulement ont été

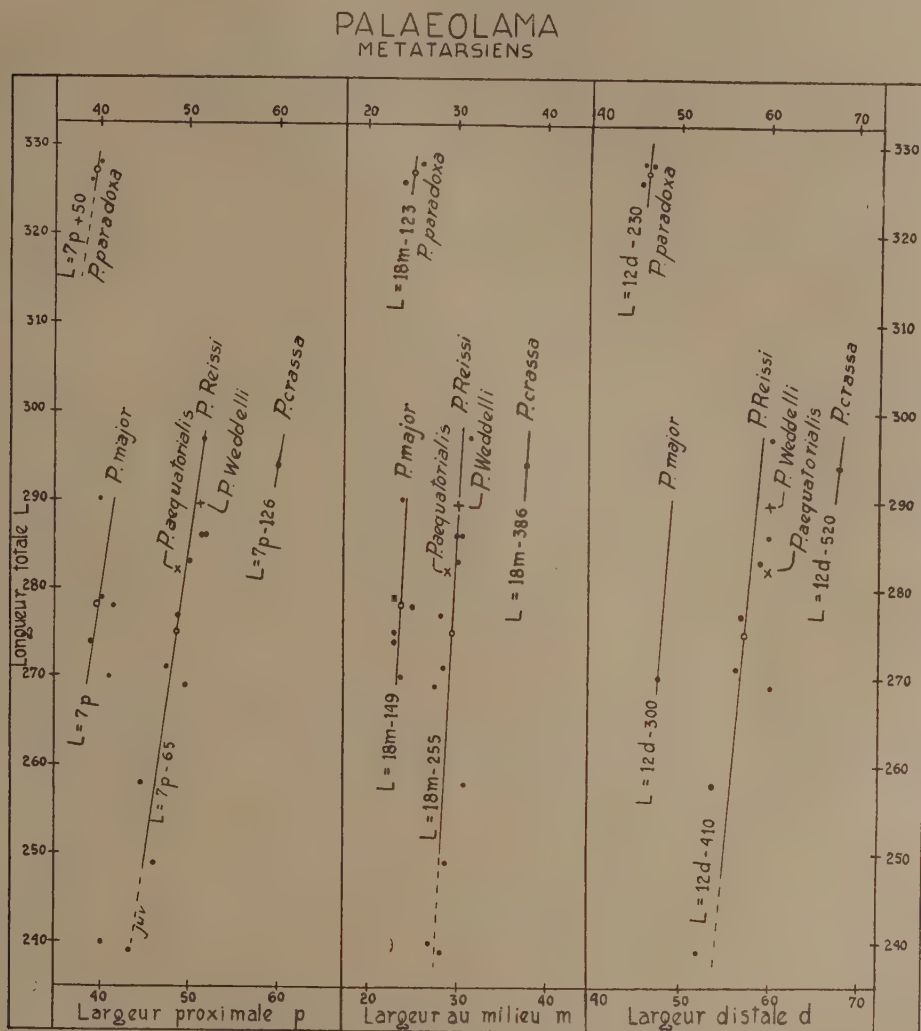


FIG. 104. — *Palaeolama*. Comparaison des différentes espèces sur la base des métatarsiens.

mesurés par A. Cabrera, et qu'ils ont été identifiés précisément sur la base de leurs dimensions voisines. Il est hautement probable que d'autres os homologues de la même forme se répartiraient au voisinage des droites définies plus haut, sans que leurs points représentatifs puissent se confondre avec ceux des autres espèces. De toute façon, *P. paradoxa* est une forme de la Pampa, bien caractérisée par l'élongation de ses métapodes, caractère qui, comme nous l'avons vu, retentit sur les divers indices biométriques des membres.

P. major possède des métatarsiens qui se caractérisent encore par une forme grêle, moins cependant que dans l'espèce précédente, et par une taille plus courte. Leurs points représentatifs se situent au voisinage des droites suivantes : a) $L = 7p$; b) $L = 18m - 149$; c) $L = 12d - 300$.

Les variations de L , observées par H. Winge, sont comprises entre 270 et 290 ; leurs limites dépasseraient probablement quelque peu ces chiffres si l'on examinait un plus grand nombre d'individus.

P. crassa, au contraire, se situe toujours à droite des graphiques, par suite de ses proportions exceptionnellement lourdes. On n'en connaît qu'un point représentatif, qui ne permet d'établir ni la moyenne ni les limites de variation. Cependant, l'alignement des points des espèces les mieux connues permet d'attribuer à *P. crassa* les courbes de variation d'égale pente, qui passent par son unique point représentatif : a) $L = 7 p - 126$; b) $L = 18 m - 386$; c) $L = 12 d - 520$.

Un groupe intermédiaire comprend trois espèces que l'on ne peut distinguer par leurs métapodes : *P. Reissi*, *P. Weddelli* et *P. aequatorialis*. Leurs points représentatifs sont situés au voisinage des courbes suivantes : a) $L = 7 p - 65$; b) $L = 18 m - 255$; c) $L = 12 d - 410$.

P. Reissi est la forme la mieux connue, à la fois par des pièces adultes de différentes tailles et par des pièces juvéniles. On peut considérer que les limites de variation des adultes sont suffisamment précisées par les exemplaires observés, où L varie de 249 à 297. Cette marge importante doit nous faire supposer une variabilité également grande dans les autres espèces, laquelle ne pourra être précisée que par de nouvelles observations.

En ce qui concerne *P. aequatorialis*, la seule pièce complète, représentée par un $\times$, présente des caractéristiques conformes à celles de l'espèce précédente. Quelques fragments que j'ai pu observer par ailleurs me font supposer que les variations de l'espèce littorale équatorienne se font autour d'une moyenne voisine de celle de *P. Reissi*.

Le métatarsien de *P. Weddelli* n'est connu que par la pièce figurée par M. Boule [1920], représentée ici par une $+$. Cet exemplaire ne suffit pas pour séparer l'espèce bolivienne de *P. Reissi*, car les proportions sont parfaitement concordantes. Cependant une rapide visite au Musée de La Paz (où le temps m'a manqué pour réaliser les mesures correspondantes) me fait supposer qu'une étude biométrique du matériel de Tarija conduirait à attribuer à *P. Weddelli* une marge de variation centrée autour de valeurs plus élevées que chez *P. Reissi*.

De toute façon les trois dernières espèces, inséparables actuellement sur la base des métapodes, peuvent être distinguées à l'aide de leurs molaires inférieures. Nous pouvons prendre *P. Weddelli* comme espèce de comparaison, comme étant la plus anciennement décrite. *P. Reissi* s'en distingue par la présence éventuelle, probablement constante chez les mâles, d'ectostylides dans M_1 , M_2 et même M_3 ; Dp_4 peut également porter des colonnettes interlobulaires. *P. aequatorialis* se caractérise par ses dents systématiquement plus petites et par l'effacement du protostylide.

On peut donc aisément, sur la base des caractères proposés ici, séparer les diverses espèces actuellement connues de *Palaeolama*. Mais il est évident qu'un matériel plus abondant sera nécessaire pour compléter la diagnose de *P. Weddelli*, *P. major*, *P. crassa*, et pour mettre en évidence d'autres caractères distinctifs.

Il n'en reste pas moins vrai que, dès à présent, nous pouvons admettre que le genre *Palaeolama* a vécu durant le Pléistocène sur un vaste territoire sud-américain et qu'il s'est diversifié en espèces distinctes, comme on pouvait s'y attendre, étant donné l'importance de son échelle stratigraphique et de sa répartition géographique.

CÉRVIDÉS

Les Cervidés sud-américains sont évidemment des immigrants de l'hémisphère Nord, et même l'un des genres actuels, *Odocoileus*, appartient en commun à la faune des trois Amériques. Mais ces immigrants, probablement représentés par plusieurs *phyla*, ont en outre subi une importante diversification dans leur habitat austral.

Ils appartiennent tous à la sous-famille des *Odocoileinae* Pocock 1923, caractérisée par les métacarpiens latéraux réduits à leurs extrémités distales, et qui comprend, outre l'ensemble sud-américain, le Renne, l'Élan, le Chevreuil et le Water-Deer de Chine (*Hydropotes*).

Dans cette sous-famille, les genres néotropicaux constituent la tribu des *Odocoileini* SIMPSON 1945, caractérisée par l'extension postérieure de la lame vomérienne, qui divise les choanes en deux chambres ; en fait, cette particularité se retrouve aussi chez le Renne, mais celui-ci présente d'évidents caractères distinctifs que je crois inutile de détailler ici.

La tribu des *Odocoileini* comprend divers genres, actuels ou éteints, sur lesquels on peut encore discuter. J'adopterai la liste proposée par G. G. Simpson [1945], avec une seule addition qui correspond à un nouveau genre décrit ci-après, et quelques modifications en ce qui concerne les synonymies des formes équatoriennes.

† *Antifer* AMEGHINO 1889 (incl. † *Paraceros* AMEGH. 1889). Pléistocène d'Argentine et d'Uruguay.

† *Epieuryceros* AMEGHINO 1889. Pléistocène, d'Argentine.

† *Morenelaphus* CARETTE 1922 (incl. † *Pampaeocervus* CARETTE 1922 ; † *Habromeryx* CABRERA 1929 = « *Paraceros* AMEGH. » Castellanos 1924 et Kraglievich 1932, *nec* AMEGHINO 1889 *emend.* CARETTE 1922). Pléistocène d'Argentine et d'Uruguay.

Odocoileus RAFINESQUE 1832 (= † *Palaeoodocoileus* SPILLMANN 1931 ; † *Protomazama* SPILLMANN 1931 ; *Otelaphus* FITZINGER 1874 = *Macrotis* WAGNER 1855, *nec* DEJEAN 1833). Pléistocène-Récent ; Amérique N, centre et S, depuis le Canada jusqu'au Pérou et au N du Brésil.

Blastocerus WAGNER 1844 (ou peut-être *Dorcelaphus* GLOGER 1841). Pléistocène-Récent, en Amérique du Sud, à l'E des Andes.

Ozotoceras AMEGHINO 1891 (ou peut-être *Blastocerus* WAGNER 1844, qui serait le vrai nom de ce genre ?). Pléistocène-Récent, en Amérique du Sud, à l'E des Andes ; actuellement Cerf des Pampas.

Hippocamelus LEUCKART 1816. Pléistocène, en Argentine, Uruguay et Bolivie. Récent dans les Andes à grande altitude depuis l'Équateur jusqu'au S du Chili, et en Patagonie.

† *Agalmaceros* gen. nov. Pléistocène, Andes de l'Équateur (et peut-être Bolivie).

Mazama RAFINESQUE 1817. Pléistocène du Brésil. Récent en Amérique du Sud et du centre, depuis le Mexique jusqu'au Paraguay et au S du Brésil.

Pudu GRAY 1852 (incl. *Pudella* THOMAS 1913). Récent : région andine, du Chili au S de la Colombie.

De toute cette série, 5 genres seulement sont représentés dans les faunes actuelles ou fossiles de l'Équateur. Je les considérerai successivement.

Genre *Odocoileus* RAFINESQUE 1832.

= *Mazama* H. SMITH 1827, *nec* RAFINESQUE 1817.

= *Odocoileus* RAFINESQUE 1832 (*Atlant. Journ.*, vol. I, p. 109).

= *Cariacus* LESSON [1842].

= *Reduncina* WAGNER 1844.

- = *Macrotis* WAGNER 1844, nec DEJEAN 1833.
- = *Eucervus* GRAY 1866.
- = *Otelaphus* FITZINGER 1873 (en rempl. de *Macrotis* WAGNER).
- = *Gymnotis* FITZINGER 1879.
- = *Odocoelus* ALLEN 1901.
- = *Dama* ALLEN 1902, nec H. SMITH 1827.
- = *Odontocoelus* ELLIOT 1904.
- = *Palaeodocoileus* (part.) SPILLMANN [1931].
- = *Protomazama* (part.) SPILLMANN [1931].

Le genre présente actuellement une vaste extension, depuis le Canada jusqu'au Pérou et au N du Brésil. Les formes sud-américaines ont toutes été considérées par R. Lydekker comme de simples sous-espèces du Cerf de Virginie, *O. virginianus* (BODDAERT 1785). Mais A. Cabrera a fait justement remarquer que la plupart des types sud-américains se distinguent de ce dernier par l'absence de la glande métatarsienne et qu'il est donc légitime de les considérer comme spécifiquement distincts. Les auteurs ne sont pas encore d'accord sur le nombre de ces espèces. On peut, en tout cas, y distinguer des formes de montagne, au pelage gris brun et épais : *O. peruvianus* (GRAY 1874) du Pérou et de l'Équateur, *O. columbicus* (FITZINGER 1879) de Colombie, *O. lasiotis* OSGOOD 1914, du Venezuela ; et des formes de terres basses et chaudes, au pelage court et roux, dont l'espèce principale est *O. gymnotis* (WIEGMANN 1833) [probablement synonyme de *O. campestris* F. CUVIER 1817, d'après A. Cabrera] du Venezuela, des Guyanes et du Brésil, groupe auquel il faudrait sans doute adjoindre une forme non décrite de la côte équatorienne sur laquelle nous reviendrons. En outre, une espèce de la Guyane, *O. spinosus* (GAY et GERVAIS 1846), se distinguerait de toutes les autres formes sud-américaines par la présence de la glande métatarsienne.

En Équateur, et bien que la connaissance de l'un d'eux n'y soit pas classique, les deux groupes d'*Odocoileus*, formes d'altitude et formes de terres chaudes, sont représentés dans la faune actuelle, comme ils le sont d'ailleurs dans la faune fossile. Ces animaux reçoivent localement l'appellation espagnole de *venado* (= cerf) ou le nom quichua de *taruga* (= animal à cornes.)

La première forme se rencontre seulement dans les Andes, au-dessus de 3.000 m. Tous les auteurs s'accordent à l'inclure dans l'espèce péruvienne *O. peruvianus* (GRAY 1874), dont elle se distinguerait essentiellement par une taille un peu plus grande. De sorte qu'elle peut être considérée comme une sous-espèce dont la description a été faite par E. L. Trouessart [1911], puis par E. Lönnberg [1922], et qui, selon G. Orcés, doit recevoir le nom de *O. peruvianus ustus* TROUESSART 1911 = *consul* LÖNNBERG 1922.

Une autre espèce, évidemment distincte, se rencontre dans la zone littorale, depuis l'île de Puná jusqu'à la péninsule de Santa Elena. Si curieux que ce soit, cette forme, pourtant courante, n'a encore été ni décrite ni nommée. G. Orcés a l'intention d'en faire l'étude, mais n'a pas encore à sa disposition d'éléments de comparaison du groupe de *O. gymnotis* dans lequel la forme littorale équatorienne doit vraisemblablement s'inclure. Dès à présent je puis indiquer que cette dernière, dont j'ai pu examiner 5 crânes (2 mâles adultes, 2 mâles jeunes et une femelle) et 8 voûtes frontales avec bois, est bien différente de la forme andine. La taille est légèrement plus faible : la longueur inion-prosthion varie de 231 à 256 au lieu de 257 à 286. Les bois, toujours plus courts, sont plus fuyants à la base, moins divergents, et surtout beaucoup moins fortement lyrés : c'est ainsi que la largeur maxima, mesurée sur la grande courbure des perches, dans les divers exemplaires des collections de Quito, peut atteindre 41 cm chez ceux de la sierra et seulement 28,5 chez ceux de la côte. On note aussi quelques différences ostéologiques : par exemple la fosse lacrymale est toujours moins profonde chez la forme littorale. Les dents présentent le même style ; cependant on observe de légères différences dans l'endostyle des molaires supérieures ; cet élément est plus large et aplati dans la forme littorale, principalement dans M³ ; dans M¹

et M², il est nettement accolé au lobe postérieur, tandis que dans l'espèce andine, il a tendance à se loger dans l'espace interlobulaire. Enfin, il semble que le pelage de la forme littorale serait roux et court, comme chez les autres espèces de climat tropical. Provisoirement, et en attendant sa description complète et sa comparaison avec les formes du groupe de *O. gymnotis*, je désignerai la forme littorale équatorienne comme *Odocoileus* sp. X¹.

Parmi les formes fossiles de l'Équateur, un certain nombre de pièces appartiennent au genre *Odocoileus*. Après une étude minutieuse de tous les restes que j'ai pu observer, j'arrive à la conclusion que deux espèces seulement sont représentées dans le Pléistocène supérieur, l'une littorale et l'autre andine. Leur comparaison avec les deux formes actuelles est difficile ; elle nécessiterait une étude biométrique portant sur des séries importantes. Cependant, je crois que la forme puninienne n'est pas différente de celle qui a survécu jusqu'à nos jours, et peut être désignée comme *O. peruvianus* cf. *ustus* TROUESSART ; celle du Carolinien semble différente du type actuel qui habite la même région, et doit être nommée *O. Salinae* (FRICK).

Odocoileus peruvianus (GRAY 1874) subsp. cf. *ustus* TROUESSART 1911.

Fig.-texte 105-108 et Pl. VIII, fig. 8-9.

(?) = *Cervus Riobambensis* WOLF [1875, p. 155] (*nomen nudum*).

= *Cervus* sp. BRANCO [1883, p. 130, pl. XVIII, fig. 3].

= *Cervus* sp. BRANCO [1883, p. 130, pl. XVIII, fig. 4].

= *Cervidae* (part.) BRANCO [1883, p. 132, pl. XVIII, fig. 1 a, b].

= *Palaeoodocoileus Abeli* (part. : le lectotype, non les dents) SPILLMANN [1931, p. 30-31, pl. 7*].

= *Palaeoodocoileus gracilis* (part. : le lectotype, non les dents) SPILLMANN [1931, p. 31-32].

= *Palaeoodocoileus Antonii* SPILLMANN [1931, p. 32-33].

= *Protomazama aequatorialis* (part. : le lectotype, non le bois de la pl. 9°) SPILLMANN [1931, p. 42-44, pl. 8*].

= *Palaeoodocoileus gracilis* SPILLMANN, Frick [1937, p. 205-214, fig. 21].

Un certain nombre de pièces fossiles du Puninien de la Sierra équatorienne appartiennent à des Cervidés, et beaucoup d'entre elles correspondent à l'espèce la plus commune, *O. peruvianus*.

T. Wolf, en 1875 puis 1892, a été le premier à signaler de tels restes, provenant principalement de Punín, et il a créé deux espèces pour les recevoir : *Cervus Chimborassi* et *C. Riobambensis*. Le premier « plus grand que le *Cervus hibernicus* d'Europe » [in W. Branco, 1883, p. 132] pourrait être l'espèce décrite plus loin comme *Agalmaceros Blicki*. Le second, plus petit, « sensiblement de la taille du Cerf des Páramos actuel » appartient probablement à l'espèce *O. peruvianus* ici considérée². Mais il est impossible de se prononcer, étant donné que les espèces de Wolf n'ont été ni décrites ni figurées et que le matériel original est perdu ; de sorte que les deux noms proposés par cet auteur sont des *nomina nuda*.

W. Branco [1883], dans sa description du matériel de Reiss et Stübel, mentionne divers restes de Cervidés recueillis à Punín et à Alangasí, et figure quelques pièces. Parmi celles-ci, deux appartiennent certainement au genre *Odocoileus* et ne peuvent être séparées de l'espèce commune : il s'agit de la fig. 3 [pl. XVIII] qui représente un fragment basal de bois droit vu par la face postérieure, provenant de Punín ; et de la fig. 4 [pl. XVIII], qui correspond à une partie de bois droit, vu par la face interne, récolté à Alangasí. La mandibule figurée dans la même planche [fig. 1 a, b] concorde également avec l'espèce étudiée ici, et il en est de même de divers éléments squelettiques dont W. Branco [p. 132-134] a donné les dimensions.

En 1931, F. Spillmann, fidèle à ses habitudes, crée un nouveau genre, *Palaeoodocoileus*, dont la « diagnose » [p. 30] vaut d'être citée : « Die Gattungsdiagnose von *Palaeoodocoileus* stimmt mehr oder weniger mit der von *Odocoileus* überein ». Les trois espèces incluses, toutes « nouvelles », sont *P. Abeli*, *P. gracilis* et *P. Antonii*, qui se distingueraient par leur taille. J'ai pu retrouver les 3 lectotypes, c'est-à-dire pour les deux premières espèces la boîte crânienne munie de bois incomplets et pour la troisième un bois gauche, tous provenant de

1. F. Spillmann [1948, p. 262 et 266] cite incidemment, dans la faune actuelle de la côte équatorienne, un *Odocoileus punensis* SPILLM. qui, à ma connaissance, n'a jamais été décrit ou défini. Ce *nomen nudum* correspond vraisemblablement à l'espèce ici considérée.

2. L'opinion de Kraglievich et Berro [1932, p. 427], selon laquelle *C. Riobambensis* serait un *Hippocamelus*, n'est guère défendable, car T. Wolf avait en vue une forme commune à Punín, alors que la présence d'*Hippocamelus*, comme nous le verrons, est encore très douteuse, en tout cas très exceptionnelle dans la faune pléistocène de l'Équateur.

Chalán (Punín). Le type de *P. gracilis* (V. 3014, Pl. VIII, fig. 9) est absolument identique à un *O. peruvianus ustus* adulte actuel. Celui de *P. Antonii* (V. 1426, fig. 105) est impossible à distinguer de l'élément homologue d'un jeune exemplaire de la même sous-espèce actuelle (E. 799), dont la dentition est au stade suivant : Dp^2 en place, Dp^3 prête à tomber, Dp^4 tombée mais non encore remplacée, M^1 et M^2 en usage, M^3 atteignant à peine la table d'usure; dentition qui correspond à un âge d'environ 1 an 1/2. En ce qui concerne *P. Abeli* (V. 1422, Pl. VIII, fig. 8), l'identité est moins évidente. Les bois et la boîte crânienne sont un peu plus puissants que ceux du plus fort échantillon de *O. peruvianus ustus* que j'aie pu examiner. Je n'ai pas en mains un matériel suffisant pour connaître les limites de variation de ce dernier. Il se peut d'autre part que les vieux mâles de forte taille soient devenus une rareté depuis qu'ils sont chassés par l'homme, tandis qu'ils étaient plus fréquents durant la période interglaciaire. De toute façon l'étude du matériel fossile ne permet pas d'en séparer *P. Abeli* comme une forme distincte de plus grande taille. Elle représente, en réalité, avec quelques éléments osseux dont je parlerai plus loin, la limite de variation atteinte par la forme fossile. Tout au plus pourrait-elle indiquer une marge de variation un peu plus accentuée que chez *O. peruvianus ustus*, ce qui conduirait à distinguer subséparément le représentant puninien du type actuel.

Quant aux séries dentaires complètes dont parle F. Spillmann, et qui représentent les paralectotypes des



FIG. 105. — A gauche : EPN, E. 799, *Odocoileus peruvianus* (GRAY) subsp. *ustus* TROUSSERT. Exemplaire actuel de 1 an 1/2, Antisana. A droite : V. 1426, bois gauche fossile, lectotype de *Palaeodocoileus Antonii* SPILLM., Puninien, Chalán, Punín (Chimborazo). $\times 1/4$.

3 espèces, je n'ai pu les retrouver dans les récoltes de cet auteur. Notons d'abord que, selon lui, la série molariforme de *P. Antonii* mesurerait 72 mm au lieu de 77 chez *O. peruvianus* actuel de l'Équateur (j'ai en mains un échantillon de ce dernier qui accuse 72,5!) et que les différences dans les longueurs de chaque dent (mesurées à 1 mm près) atteindraient au plus 1 mm pour P^2 P^3 M^1 et M^2 , tandis que P^4 et M^3 répondraient aux mêmes dimensions. Il n'y a là rien qui permette de séparer une espèce, encore moins un genre. Par contre, les écarts trouvés en ce qui concerne *P. gracilis* et surtout *P. Abeli* (j'entends les paralectotypes) par rapport à *O. peruvianus ustus* paraissent significatifs. Mais il faut remarquer à ce propos que F. Spillmann ne paraît pas avoir soupçonné l'existence du grand Cervidé dont il sera question plus loin sous le nom de *Agalmaceros Blicki*, et il est très vraisemblable que les plus fortes séries dentaires observées par cet auteur doivent être attribuées à cette dernière forme : c'est à peu près certainement le cas des paralectotypes de *P. gracilis* et de *P. Abeli*.

Remarquons par ailleurs que F. Spillmann, qui sépare génériquement des formes étroitement voisines, sinon identiques à l'espèce actuelle, n'a pas une idée très ferme de ses nouvelles espèces ni même de son nouveau genre. En effet, il affirme [1931, p. 34] que les Cerfs fossiles considérés par W. Branco comme *Cervus* cf. *chilensis* correspondent à son *Palaeodocoileus gracilis*. Or, le fossile de Branco est distinct du dernier non seulement spécifiquement mais génériquement puisqu'il s'agit en réalité d'un *Agalmaceros* et non d'un *Odocoileus*.

Dans le même travail, F. Spillmann passe en revision les *Mazama* actuels de l'Équateur. En passant, il crée deux noms nouveaux sans se préoccuper des trop nombreuses espèces antérieurement décrites, et sans connaître l'existence du genre *Pudu*, au représentant équatorien duquel il attribue le nom de *Mazama fusca* SPILLM. Enfin il rattache à ce groupe, sous le nom de *Protomazama aequatorialis* gen. et sp. nov., des fossiles qui, malheureusement, n'ont rien à voir avec les *Mazama*. Deux pièces constituent les syntypes. La première figurée [1931, pl. 8³], que je considérerai comme le lectotype, est un fragment de boîte crânienne incomplet,

avec les deux pédoncles qui portent un bourgeonnement osseux indiquant des bois au début de leur rénovation. J'ai attentivement étudié la pièce originale en la comparant avec des échantillons actuels de *Mazama* et d'*Odocoileus*. Il n'y a pas de doute qu'elle s'éloigne franchement du premier genre, tandis qu'elle s'accorde avec le second par tous les détails de l'occipital et des pariétaux et aussi par le mode d'insertion des pédoncles osseux sur le frontal. Et comme d'autre part une seule espèce d'*Odocoileus*, d'ailleurs parfaitement comparable, se trouve dans le gisement de Chalán, je considère que *Protomazama aequatorialis*, fondé sur ce lectotype, est synonyme de *Odocoileus peruvianus*. Par contre, le paralectotype [1931, pl. 9^e], un bois incomplet, appartient à une forme différente : il s'agit, selon toute probabilité, d'un jeune mâle de *Agalmaceros Blicki* dont il sera question plus loin.

En 1937, Ch. Frick, en cataloguant les pièces ramenées de Chalán et d'Alangasí par J. C. Blick et Ch. Falkenbach (1930-31), en sépare, sous le nom de *Blastocerus blinki* sp. nov., quelques bois ou fragments parfois portés par les frontaux, et classe tout le reste des Cervidés fossiles de la Sierra équatorienne sous le nom de *Palaeoodocoileus gracilis* SPILLMANN. Il figure [Frick, 1937, fig. 21] une branche mandibulaire, une P⁴ et un bois droit (schématisé) et donne les dimensions de quelques os. Il n'est pas possible d'interpréter complètement le lot considéré. Beaucoup de pièces, dont les dimensions concordent, appartiennent sans doute à *O. peruvianus*. Mais il serait étrange que le matériel abondant récolté par la mission de l'American Museum ne contînt pas quelques pièces de *Agalmaceros Blicki*, qui n'est pas rare dans ces gisements, tandis que Ch. Frick ne lui attribue aucune dent ni aucun os long. De sorte que, avant d'avoir pu examiner les pièces de la collection Ch. Frick pour en séparer celles qui appartiennent à *A. Blicki*, il est impossible de se servir des chiffres publiés dans le travail considéré pour établir les limites de variations de l'*Odocoileus* fossile de la Sierra équatorienne.

Pour ma part, outre le matériel de la collection F. Spillmann, j'ai pu observer un certain nombre de pièces qui appartiennent à cette forme. On en rencontre pratiquement les restes dans toute l'extension de la cangahua puninienne, au moins depuis le S de Riobamba jusqu'au N de Quito. Mais les pièces les plus abondantes se trouvent à Alangasí (gis. 20) et plus encore dans la région de Punín (gis. 30).

L'ensemble des pièces appartenant au genre *Odocoileus*, comme je l'ai déjà dit, donne l'impression d'une seule espèce qui présente une marge de variabilité assez marquée, mais qui ne s'éloigne guère de la sous-espèce actuelle, *O. peruvianus ustus*, laquelle habite la même région. De toute façon il n'est pas possible d'établir des coupures dans le matériel fossile, comme a prétendu le faire F. Spillmann.

Le matériel de comparaison moderne dont je dispose comprend quelques crânes complets, divers frontaux avec bois, et seulement les segments distaux, à partir du zygopode, d'un mâle adulte ; le tout appartenant à *Odocoileus peruvianus ustus*, des Andes équatoriennes.

Les bois fossiles présentent le style connu chez *O. peruvianus* actuel. Ils montrent une courbure fortement accentuée en forme de lyre large et basse. La perche, dont l'extrémité se dirige vers l'intérieur et vers l'avant, porte généralement à l'état adulte 3 andouillers dont le premier se dirige vers l'intérieur et l'arrière, et dont les deux autres s'insèrent sur la face postérieure de la branche principale ; mais il peut en apparaître exceptionnellement un quatrième, comme d'ailleurs dans la forme actuelle. Bien entendu, on observe de nombreuses variations dans la morphologie et dans les détails d'ornementation, comme cela a lieu chez tous les Cervidés, où il arrive fréquemment que les deux bois d'un même individu ne sont pas symétriques. Aussi bien à Alangasí qu'à Punín, j'ai observé quelques pièces qui, comme le « *P. Abeli* » de F. Spillmann, dépassent en puissance les plus forts exemplaires actuels que je connaisse. Je les considère comme des variations extrêmes, appartenant à de vieux mâles, de la forme fossile commune. Un matériel récent plus riche que celui dont je dispose permettrait d'établir si les échantillons restent dans la limite des variations de la sous-espèce *ustus* ou s'ils indiquent que la forme fossile correspond à une sous-espèce distincte, caractérisée précisément par une plus ample variation vers les grandes tailles des bois. Je répète que la prudence est de règle dans ce domaine, étant donné la raréfaction probable des vieux mâles dans la faune actuelle.

Les boîtes craniennes fossiles présentent dans tous leurs détails une similitude évidente avec la forme actuelle. Mais, là encore, à côté d'exemplaires parfaitement comparables à *ustus* quant à leurs dimensions, on observe quelques pièces un peu plus fortes. Par exemple le diamètre bimastoïde, mesuré sur 6 pièces fossiles, donne 85,5 et 96 comme chiffres extrêmes et 89,3 de moyenne, alors que la même mesure effectuée sur les crânes actuels dont je dispose ne dépasse pas 93,8. L'explication de cette légère divergence est probablement la même que celle qui a été proposée au sujet des bois.

Je connais pratiquement tous les éléments des deux dentitions, sauf les incisives de lait. Leur morphologie est parfaitement conforme à celle des éléments homologues de *O. p. ustus*.

Une série de molaires inférieures de la première dentition mesure, comme longueur totale, 36,4 contre 37,5 observé dans un échantillon actuel. Les longueurs de chaque dent répondent aux chiffres suivants :

	<i>fossiles</i>		<i>actuels</i>
	V. 586	V. 1443	E. 737
Dp ₂	8	8	8,2
Dp ₃	11,8	11,7	12,2
Dp ₄	17,6		17,5

En ce qui concerne les dents de lait supérieures, deux séries fossiles accusent 39 de longueur totale contre 40,5 dans un exemplaire actuel. Les longueurs de chaque dent se répartissent comme suit :

	<i>fossiles</i>	<i>actuels</i>
Dp ²	11,5 à 13 moy. 12,2	11,6 à 13 moy. 12,2
Dp ³	12,5 à 14 moy. 13,3	12,2 à 13,5 moy. 12,9
Dp ⁴	13 à 13,8 moy. 13,4	14

De la dentition définitive, je connais les diverses incisives qui concordent, en forme et dimensions, avec celles de *O. p. ustus*. En particulier, on observe bien la couronne fortement spatulée de I₁.

Une série de prémolaires inférieures mesure 33 mm de longueur totale, contre 32-35 observé dans 3 exemplaires actuels. Les 3 dents répondent aux chiffres suivants :

	<i>fossiles</i>	<i>actuels</i>
P ₂	9,5 à 10 moy. 9,7	9,5 à 10,5 moy. 9,9
P ₃	11,5 à 12,5 moy. 11,9	11,3 à 12 moy. 11,4
P ₄	12,3 à 14,3 moy. 13,3	11,1 à 13 moy. 12,0

Trois séries de molaires inférieures sont toutes voisines de 52 mm, alors que 3 échantillons actuels n'accusent que 48 à 50. Les longueurs de chaque dent sont les suivantes :

	<i>fossiles</i>	<i>actuels</i>
M ₁	14 à 14,5 moy. 14,2	12,1 à 14,2 moy. 13,3
M ₂	15,2 à 17 moy. 16,2	14 à 16,3 moy. 14,9
M ₃	21 à 22 moy. 21,5	20 à 21,5 moy. 20,8

Les différences ne peuvent être considérées comme significatives par suite du faible nombre des individus qui constituent les lots (2 à 6).

La longueur totale des dents molariformes inférieures atteint 82,5 et 86 sur 2 échantillons, contre 80,6 à 85,2 chez 3 exemplaires actuels. Ch. Frick [1937] donne, sous le nom de *P. gracilis*, des chiffres un peu plus forts : 87, 89 et 89. Ces dernières séries correspondent cependant chacune à 52 comme longueur des 3 molaires, et sont, par conséquent, conformes aux résultats donnés ici, malgré une longueur des prémolaires un peu plus forte. Il est probable que les chiffres donnés par Ch. Frick correspondent à la limite supérieure de variation. Par contre, les échantillons puniniens qui dépassent ces dimensions ont toutes chances d'appartenir à *Agalmaceros Blicki*.

Deux séries de prémolaires supérieures donnent 33,2 et 34,5 comme longueur totale, et se situent dans la marge de variation de la sous-espèce actuelle (31,6 à 37, moy. 34,9 sur 5 individus). Compte tenu des pièces isolées, on peut caractériser comme suit les 3 dents.

	fossiles	actuels
P ²	11,5 à 13 moy. 12,1	11 à 12,6 moy. 12,0
P ³	10,3 à 12,3 moy. 11,3	10,8 à 11,7 moy. 11,2
P ⁴	9,5 à 11,2 moy. 10,4	10 à 11,3 moy. 10,7

En ce qui concerne les molaires supérieures définitives, il est parfois assez difficile de séparer celles qui doivent être attribuées à *Odocoileus* ou à *Agalmaceros*. Cela tient en particulier aux différences importantes qui apparaissent entre les dents vierges et les dents usées dans un même groupe. Cependant, il est possible de séparer des échantillons relativement petits qui correspondent au premier genre et quelques spécimens nettement plus forts qui répondent aux caractères du second. Entre les deux lots, quelques pièces intermédiaires restent d'attribution douteuse. Je les considère comme appartenant probablement à des femelles de *A. Blicki*. Les pièces que j'attribue à *Odocoileus* répondent aux dimensions suivantes :

Longueur :	fossiles	actuels
M ¹ -M ³	42,8 à 46,3 moy. 44,0	41,5 à 45,7 moy. 43,2
M ¹	13,5 à 14 moy. 13,8	13 à 15 moy. 13,9
M ²	15 à 16 moy. 15,4	15 à 16,4 moy. 15,4
M ³	14,6 à 16,8 moy. 15,7	14,6 à 16 moy. 15,3

Une seule série complète P²-M³ a pu être observée : elle répond à 77 de longueur totale, tandis que 9 séries actuelles donnent 72,5 à 81 avec une moyenne de 77,0.

Si l'on compare ces résultats avec les chiffres donnés par F. Spillmann pour les séries dentaires qu'il attribue à ses 3 espèces de « *Palaeoodocoileus* », on constate que « *P. Antonii* », avec 72 mm de longueur P²-M³, est compatible avec *O. p. ustus*. Par contre, les séries dentaires attribuées à « *P. Abeli* » (92 mm) et « *P. gracilis* » (88 mm) sortent des limites de variation de l'espèce ici considérée et même du genre ; selon toute probabilité elles appartiennent à *Agalmaceros Blicki*, et ne correspondent pas aux lectotypes des espèces de Spillmann.

Les quelques vertèbres et côtes que j'ai pu observer ne soulèvent pas d'observation.

Il en est de même de 5 omoplates, toutes incomplètes, que j'attribue à cette espèce.

Un humérus pratiquement complet (V. 1803, fig. 106 B) répond aux dimensions suivantes :

Longueur totale : 194 a. — Longueur depuis la tête articulaire : 184. — Largeur proximale : 46,7. — Largeur distale maxima : 42.

La longueur peut s'abaisser à 180 d'après un de mes échantillons et d'après un chiffre signalé par Ch. Frick

MÉM. SOC. GÉOL. DE FRANCE. — N. S. — T. XXXI. — 45.



FIG. 106. — Humérus gauches et canons antérieurs de Cervidés. $\times 1/3$.

A, G : *Agalmaceros Blicki* (FRICK), Puninien (Chimborazo) (A : V. 1438, humérus, Guanlur ; G : V. 1810, métacarpien gauche, ? Punin).

B, F : *Odocoileus peruvianus* (GRAY), Puninien, Chalan, Punin (Chimborazo) (B : V. 1803, humérus ; F : V. 1805, métacarpien gauche).

C, D : *Odocoileus Salinae* (FRICK), Carolinien, La Carolina (Guayas) (C : V. 675, humérus ; D : V. 683, métacarpien droit).

E : *Odocoileus peruvianus ustus* TROUVERSART, E. 782, actuel, Antisana.

MÉM. N° 66. — 45

[1937]. La largeur distale, mesurée sur 4 échantillons, varie de 35,4 à 42, avec une moyenne de 37,4.

Outre divers fragments de radius, j'ai entre les mains un radio-cubitus complet (V. 1840), qui répond parfaitement aux dimensions d'un mâle adulte de *O. p. ustus* actuel (E. 782).

	V. 1840	E. 782
Longueur totale du radio-cubitus.....	248	251
Longueur du radius.....	199	199
Largeur proximale du radius.....	35,4	35,6
Largeur distale du radius.....	31,5	31

Il est à remarquer que les chiffres donnés par Ch. Frick, 180 à 210, comme longueurs extrêmes des radius fossiles, doivent comprendre un mélange de *Odocoileus* et *Agalmaceros*.

Du carpe, je n'ai retrouvé que 2 grands os et un lunaire, conformes à ceux de la forme de comparaison.

Sept métacarpiens, dont 4 complets (voir V. 1805, fig. 106 F), conduisent aux mesures suivantes, comparées à celles de l'exemplaire actuel :

	fossiles	E. 782
Longueur.....	161 à 189, moy. 165,6 (4 ex.) (163 à 188 d'ap. Ch. Frick, 1937)	170
Largeur proximale.....	25,3 à 27,4 moy. 26,0 (4 ex.)	28,5
Largeur au milieu.....	15,3 à 17 moy. 16,0 (6 ex.)	16,9
Largeur max. distale.....	25 à 30,4 moy. 27,1 (6 ex.)	28,7
Largeur art. distale.....	26 à 30,4 moy. 27,7 (7 ex.)	28,2

Il est à noter que les chiffres trouvés sont faibles, car les échantillons plus longs signalés par Ch. Frick appartiennent certainement à cette forme, et non à *Agalmaceros* dont les métapodes sont courts et trapus. Par contre, les chiffres de l'exemplaire actuel, un vieux mâle, dépassent certainement la moyenne de *O. p. ustus*.

Les phalanges antérieures correspondent aux dimensions suivantes, comparées aux deux doigts de *O. p. ustus* (E. 782).

	fossiles	actuel E. 782	
		doigt III	doigt IV
1 ^{re} phalange (6 ex. fossiles) :			
Longueur.....	39,4 à 42,7 moy. 40,2	41,3	41,8
Largeur proximale.....	13,8 à 15,2 moy. 14,5	14,1	14,4
Épaisseur proximale.....	17,1 à 19 moy. 17,9	17,5	18,5
2 ^e phalange (10 ex. fossiles) :			
Longueur.....	28 à 31,5 moy. 29,4	30,5	31,2
Largeur proximale.....	11,7 à 13,5 moy. 12,5	12	12,5
Épaisseur proximale.....	16,5 à 19 moy. 17,7	18,4	18,3
3 ^e phalange (5 ex. fossiles) :			
Longueur.....	33 à 35,3 moy. 34,3	35,3	35,3

Le bassin n'est représenté que par quelques pièces fragmentaires qui ne permettent pas une étude précise.

Un fémur entier (V. 1437, fig. 107 A) répond aux dimensions :

Longueur sur le trochanter : 237 a. — Longueur à partir de la tête articulaire : 230. — Largeur proximale : 57,4. — Largeur distale : 53,8.

Des pièces incomplètes permettent en outre d'indiquer quelques variations :

Largeur proximale : 53,7 à 58,5 moy. 56 (4 ex.). — Largeur distale : 47 à 53,8 moy. 50,7 (4 ex.).

Je crains que Gh. Frick, qui indique 233 à 265 comme longueurs extrêmes du fémur de « *P. gracilis* », n'ait inclus dans son lot des échantillons qui appartiennent en réalité à *Agalmaceros Blicki*.

Les deux seuls tibias complets, comparés à celui de l'actuel *O. p. ustus*, correspondent aux dimensions suivantes :

	fossiles		actuel
	V. 1435	V. 1436	E. 782
Longueur.	295	278	291
Largeur proximale (sans le péroné).	53	52	53,8
Largeur distale.	36	35,5	34,6

Quelques pièces fragmentaires permettent en outre de préciser des variations :

Largeur proximale du tibia : 50,5 à 53,5, moy. 52,4 (6 ex.). — Largeur distale du tibia : 34 à 36,5, moy. 35,6 (5 ex.).

Le matériel étudié par Ch. Frick indique 250 à 288 comme longueurs extrêmes de la même pièce.

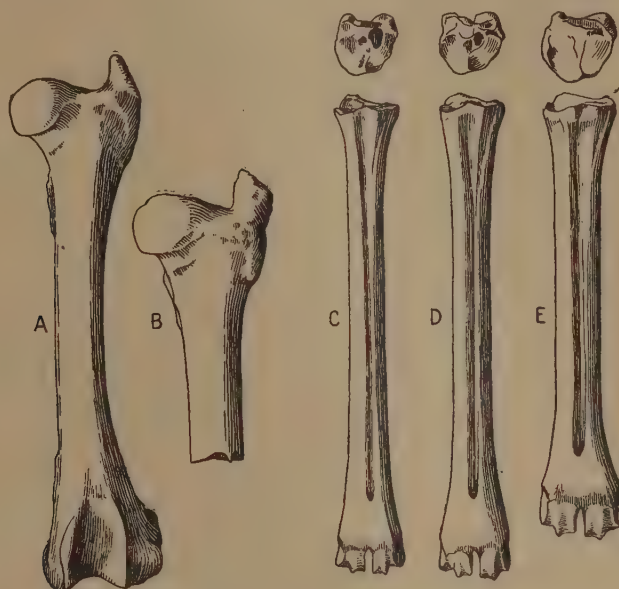


FIG. 107. — Fémurs et canons postérieurs gauches de Cervidés. $\times 1/3$.

A, D : *Odocoileus peruviantus* (GRAY). A : V. 1437, Puninien, Bamaute, Punin (Chimborazo) ; D : V. 1801, Puninien, Chalán, Punin (Chimborazo). — E : *Id.* subsp. *ustus* THOUSSART, E. 782, Actuel, Antisana. — B, E : *Agalmaceros Blicki* (FRICK). B : V. 1783, Puninien, Chalán, Punin (Chimborazo) ; E : V. 1433, Puninien, Alangasi (Pichincha).

Les os du tarse sont tous connus. Les 3 principaux éléments répondent aux dimensions suivantes :

	fossiles		actuel E. 782
<i>Astragale</i> (6 ex. fossiles) :			
Longueur proximo-distale.	36,4 à 39,1	moy. 38,3	36,4
Largeur distale.	24 à 25,6	moy. 24,7	25,2
<i>Calcaneum</i> (6 ex. fossiles, voir V. 1804, fig. 108 B) :			
Longueur totale.	79,5 à 84,7	moy. 82,0	84,2
Épaisseur maxima dorso-plantaire.	28,7 à 31,2	moy. 30,3	29
<i>Naviculo-cuboïde</i> (2 ex. fossiles) :			
Largeur maxima.	31 et 32	moy. 31,5	30,5
Épaisseur dorso-plantaire.	25 et 25,8	moy. 25,4	25,4

Onze métatarsiens d'adultes (voir V. 1801, fig. 107 D), dont 4 complets, ont été étudiés et se caractérisent comme suit :

	fossiles		actuel V. 782
Longueur (4 ex.)	212 à 216	moy. 214,5	212
Largeur proximale (6 ex.)	27 à 28,6	moy. 27,9	24,6
Largeur au milieu (7 ex.)	15 à 19	moy. 17,4	15,6
Largeur distale max. (8 ex.)	27 à 32,2	moy. 30,4	29
Largeur articulation distale (8 ex.)	27 à 32,1	moy. 30,6	30,2

On remarquera que Ch. Frick [1937] donne 198 à 226 comme longueurs extrêmes de cet élément chez « *P. gracilis* », mais il est possible que les échantillons les plus courts correspondent à *Agalmaceros*.

Les phalanges de la patte postérieure donnent les résultats suivants :

	fossiles		actuel E. 782	
			doigt III	doigt IV
1 ^{re} phalange (9 ex. fossiles) :				
Longueur	41,8 à 48	moy. 44,2	44,5	43,6
Largeur proximale	14,8 à 16	moy. 15,5	15	15,3
Épaisseur proximale	18,5 à 20	moy. 19,6	19,4	19,4
2 ^e phalange (5 ex. fossiles) :				
Longueur	32,3 à 33,2	moy. 32,9	33,3	33,5
Largeur proximale	14,2 à 15,8	moy. 14,9	13,6	14
Épaisseur proximale	19,3 à 20,7	moy. 19,9	19,6	19,5
3 ^e phalange (3 ex. fossiles) :				
Longueur : toutes à pointes brisées, mais taille comparable à la forme actuelle			35	36,5

De l'examen des chiffres précédents, il ressort une concordance très satisfaisante entre les dimensions des différents éléments squelettiques du fossile et de la forme actuelle. Aucune base en

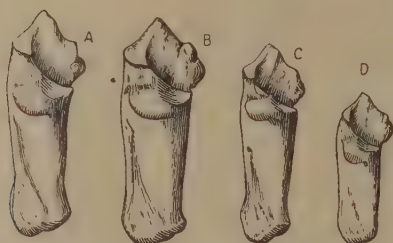


FIG. 108. — Calcanéums droits de Cervidés. $\times 2/5$

B. *Odocoileus peruvianus* (GRAY), V. 1804, Puninien, Chalán, Punin (Chimborazo). — A : *Id.* subsp. *ustus* TROUESSART, E. 782, Actuel, Antisana. — C : *Odocoileus Salinae* (FRICK), V. 690, Carolinien, La Carolina (Guayas). — D : *Mazama* sp., V. 1807 (figure inversée), Puninien, Chalán, Punin (Chimborazo).

tout cas n'apparaît qui pourrait justifier une dénomination particulière applicable au premier. Celui-ci, que tous ses caractères anatomiques placent dans le genre *Odocoileus* et dans l'espèce *peruvianus*, se distingue par sa taille de la forme type (des Andes du Pérou), mais n'est pas séparable de la sous-espèce équatorienne *ustus*. Il est vrai que certains bois et quelques fragments craniens fossiles dépassent en puissance les divers échantillons de comparaison, mais j'ai déjà dit qu'il peut s'agir de vieux mâles qui se seraient raréfiés aujourd'hui sous l'influence de l'homme. On peut noter aussi par exemple que, à longueur égale, les métatarsiens fossiles sont légèrement plus larges que dans l'exemplaire moderne. Mais les bases statistiques sont très insuffisantes pour pouvoir conclure que cette différence est significative. Il se peut cependant qu'une étude ultérieure, portant sur de nombreux échantillons actuels et fossiles, conduise à établir une légère différence d'ordre ostéométrique entre les deux lots. Dans ce cas, on pourrait attribuer à la forme fossile tout au plus une désignation subsppécifique particulière qui serait : *Odocoileus peruvianus Abeli* (SPILLMANN 1931). Faute d'une telle démonstration, mais pour réserver les conclusions définitives, je désigne ce fossile sous le nom de *O. peruvianus* cf. *ustus* TROUESSART 1911.

On remarquera que cette sous-espèce ne se rencontre aujourd'hui qu'au-dessus de 3.000 m

d'altitude. Au contraire, pendant le dernier Interglaciaire, elle s'étendait dans des zones qui se trouvent aujourd'hui entre 2.500 et 3.000 m, et qui, à l'époque, se situaient possiblement à une altitude légèrement inférieure. Il ne faudrait pas en conclure que ces zones étaient soumises à un climat plus rigoureux que celui qu'elles connaissent de nos jours. Le retrait de ces animaux vers de plus hautes altitudes doit s'expliquer plus simplement par l'installation de l'homme, au cours du Postglaciaire, dans le couloir interandin qui représentait leur ancien habitat.

Odocoileus Salinae (FRICK 1937).

Fig.-texte 106 C, D, 108 C et 109 A.

= *Palaeodocoileus salinae* FRICK [1937, p. 206, 208, 213 ; fig. 21 (F : A M. 28284)].

= *Palaeodocoileus abeli* SPILLMANN [1948, p. 236], *nec* SPILLMANN [1931].

= *Palaeodocoileus gracilis* SPILLMANN [1948, p. 262], *nec* SPILLMANN [1931].

TYPE : F : AM. 28284 : une branche mandibulaire gauche incomplète avec la série P₃-M₃.

GISEMENT ET AGE : Le type, le matériel rapporté originellement à l'espèce (coll. F : AM) et les pièces récoltées depuis (coll. EPN) proviennent du Pléistocène supérieur (Carolinien) de La Carolina (gis. 34).

Au cours du Pléistocène supérieur, le littoral centre-équatorien — et plus précisément la péninsule de Santa Elena — a été habité par un autre représentant du genre *Odocoileus*. L'animal paraît avoir eu une stature assez comparable à celle de son contemporain andin, mais sa tête et son corps étaient plus petits et surtout ses membres étaient plus grêles.

Le premier reste de cette espèce qui ait été figuré et nommé, apparaît dans Ch. Frick [1937] sous le nom de *Palaeodocoileus salinae* n. sp. Le type provient du Carolinien de La Carolina, près de Salinas. C'est une branche mandibulaire incomplète (F : AM. 28284) qui est figurée [Frick, 1937, fig. 21, p. 207], mais n'est accompagnée d'aucune diagnose. L'auteur se contente de signaler qu'il s'agit d'une petite espèce « qui pourrait être l'équivalent de *P. antonii* de Spillmann et qui ne devait guère dépasser les dimensions du *Pudu* actuel » ! Mais la contradiction entre cette observation et les faits est évidente : elle apparaît d'abord dans les dimensions de la série dentaire figurée, qui dépasse de beaucoup celle du *Pudu* andin ; d'autre part Ch. Frick lui-même signale [p. 213] qu'un radius et un métatarsien immature, trouvés dans le même gisement, ont la même taille que ceux de « *P. gracilis* » (c'est-à-dire *Odocoileus peruvianus* cf. *ustus*).

La publication originale est, en soi, insuffisante pour définir la forme créée. Heureusement, il n'existe qu'une seule espèce de Cervidé, d'ailleurs conforme aux quelques renseignements donnés par Ch. Frick, dans le gisement type de La Carolina. De sorte qu'aucun doute ne subsiste pour attribuer ses restes à l'espèce *Salinae*, qui doit entrer dans le genre *Odocoileus*.

La seule difficulté concerne la discussion de cette espèce sur la base d'une comparaison avec les formes actuelles. Il est probable *a priori* que l'espèce fossile présente, ne serait-ce que par ses caractères écologiques, des affinités avec le groupe tropical des *Odocoileus* sud-américains. Plus précisément, la comparaison s'impose d'une part avec *Odocoileus* sp. X qui habite aujourd'hui la même zone, d'autre part avec le groupe de *O. gymnotis* (dont X fait peut-être partie) connu dans la faune actuelle du Venezuela, des Guyanes et du N du Brésil. Malheureusement, je ne dispose d'aucune pièce appartenant à cette dernière espèce ; et, de *Odocoileus* sp. X, je n'ai que les crânes et les bois mentionnés plus haut, mais aucun élément osseux des membres. Ces quelques pièces de comparaison, évidemment insuffisantes, permettent néanmoins de noter des différences constantes dans la morphologie des bois entre la forme actuelle de la péninsule de Santa Elena et le fossile qui habitait la même région. Ces deux formes sont donc distinctes. Mais il n'est pas impossible qu'elles constituent deux sous-espèces d'une unité plus grande, qui pourrait bien être *O. gym-*

notis. Pour le moment, je suis donc contraint de me limiter à une description sommaire des pièces fossiles que j'ai entre les mains, en donnant provisoirement un rang spécifique au nom de *O. Salinae* (FRICK).

Il convient de remarquer tout d'abord que, alors que les formes jeunes d'*Odocoileus* étaient rares dans les gisements de la Sierra, où dominaient les animaux adultes ou même âgés, les restes d'individus immatures sont communs dans le gisement de la côte : on y trouve en effet, en assez grosse proportion, des os désépiphysés et des dents de lait. Cette circonstance augmente évidemment la difficulté qui se présente pour décrire l'espèce, car, dans un groupe aussi homogène, les diagnoses spécifiques ne peuvent guère se baser que sur des données ostéométriques, établies sur des pièces adultes.

En ce qui concerne les bois, je n'ai que des pièces fragmentaires, dont les meilleures sont des frontaux qui portent une partie de la perche munie du premier andouiller. Autant qu'on puisse en juger, les perches s'ouvraient en une lyre moins surbaissée que chez l'espèce andine, plus comparable à cet égard à la forme littorale actuelle. On note cependant avec celle-ci des différences qui paraissent constantes (fig. 109). En particulier, chez *Odocoileus* sp. X (fig. 109 B), la



FIG. 109. — *Odocoileus*. Base du bois gauche, face antéro-externe. $\times 2/5$.

A : *O. Salinae* (FRICK), V. 1431, Carolinien, La Carolina (Guayas). — B : *O. sp. X*, E. 721, Actuel, Puná (Guayas). — C : *O. peruvianus ustus* TROUSSERT, E. 794, Actuel, Carchi.

base de la perche forme un bombement au-dessus de la meule, puis s'incline vers l'arrière au-dessous du prolongement du pédoncule frontal, pour prendre un aspect fuyant caractéristique, avant de se redresser au niveau de la grande courbure. Cette disposition n'apparaît pas chez le fossile (fig. 109 A), où la base des bois offre une face antérieure plutôt déprimée, et prolonge sensiblement l'axe du pédoncule frontal avant de se relever. D'autre part, et d'une manière qui semble également constante, les bois fossiles montrent des rugosités beaucoup moins vigoureuses que celles qu'on observe dans la forme littorale actuelle.

La dentition est comparable, aussi bien en forme qu'en dimensions, à celle de *Odocoileus* sp. X. C'est ainsi que les 3 molaires définitives supérieures accusent une longueur de 39,5 et 40,7 chez deux exemplaires fossiles, contre 40 à 41,8 dans la forme littorale actuelle. La série des 3 molaires

inférieures varie de 44 à 48 chez le fossile contre 44 à 47,8 chez l'animal moderne. Les prémolaires supérieures mesurent 35 chez un exemplaire carolinien, 32 à 35 chez 4 échantillons actuels ; les prémolaires inférieures, 28,8 à 30,5 chez la forme fossile, 31,5 à 33 chez l'actuelle. Les 3 molaires de lait supérieures atteignent 34,5 chez un exemplaire fossile, 33 chez un actuel ; les molaires de lait inférieures, 31,7 et 33 chez deux échantillons fossiles, 30,6 chez un actuel.

Les dimensions antéro-postérieures des diverses dents sont les suivantes :

TABLEAU XXVI

Dentition de deux *Odocoileus* de la région littorale équatorienne.

	<i>Odocoileus Salinae</i>	<i>Odocoileus</i> sp. X (actuel)
Dp ₁	7a	7
Dp ₂	10,2 et 10,2	10,3
Dp ₃	15,3 à 16,4 moy. 15,7	15,3
Dp ₄		
Dp ₁ ²	10,4 et 11,5	11,5
Dp ₂ ³	11,5	11,6
Dp ₃ ⁴	12 à 13 moy. 12,4	12,5
P ₂	8,1	8,7 à 10 moy. 9,2
P ₃	10 (4 ex.)	11,2 à 11,4 moy. 11,3
P ₄	10,5 à 12 moy. 11,5	11,6 à 12 moy. 11,6
M ₁	12 à 13,5 moy. 12,4	12 à 13,4 moy. 12,7
M ₂	13 à 15,3 moy. 14,0	13 à 15,2 moy. 14,2
M ₃	19 à 20,5 moy. 20,1	19 à 20,4 moy. 19,8
P ₂ ²	12,2	11 à 12,5 moy. 12,0
P ₃ ³	10,3 et 11,3	10 à 11,7 moy. 11,1
P ₄ ⁴	9,8 et 10,3	9,5 à 10,8 moy. 10,1
M ₁	12,1 à 14,4 moy. 13,2	13 à 14 moy. 13,5
M ₂	13,8 à 15,8 moy. 14,7	14 à 15,4 moy. 14,8
M ₃	13,8 à 15,6 moy. 14,9	14 à 15,4 moy. 14,6

Les vertèbres, par ailleurs très comparables, sont de taille plus réduite que celles de *O. peruvianus ustus* actuel ou fossile.

En ce qui concerne les os des membres, les stylopoies et zygoipoies ne sont représentés dans le lot fossile que par des pièces fragmentaires, qui ne permettent pas une étude précise. Cependant, dans l'ensemble, ils correspondent à des longueurs voisines de celles observées dans l'espèce andine, mais leur aspect est plus grêle (voir humérus, fig. 106 C). Remarquons, en passant, que déjà Ch. Frick [1937] avait observé, du même gisement, un radius de *O. Salinae* dont la taille était égale à celle de « *P. gracilis* ».

Les éléments du carpe et du tarse, en corrélation avec la gracilité de l'espèce carolinienne, sont de taille réduite, même dans leurs dimensions longitudinales.

Du carpe, je n'ai observé qu'un lunaire et 3 scaphoïdes. Ces derniers ont une dimension dorso-palmaire de 11,6 12,3 et 13,7 contre 21 observé chez *O. peruvianus ustus* actuel.

L'astragale est représentée par 3 échantillons adultes dont les longueurs vont de 30,7 à 35,8 et les largeurs distales de 18,8 à 23,2. Je connais divers calcanéums, mais un seul adulte (V 690, fig. 108 C), qui mesure 74,5 de longueur et 24,2 de dimension antéro-postérieure maxima.

Les métapodes ont une longueur voisine de celles observées chez *O. peruvianus ustus*, mais sont également plus grêles. Un métacarpien adulte bien conservé (V. 683, fig. 106 D) répond aux dimensions suivantes :

Longueur : 171. — Largeur proximale : 24,5. — Largeur au milieu : 15. — Largeur de l'articulation distale : 26,3.

Il faut d'ailleurs remarquer que l'exemplaire paraît relativement fort, car deux fragments distaux également adultes n'accusent que 24 et 24,3 comme largeur de l'articulation distale.

Les phalanges, dans lesquelles prédominent les échantillons juvéniles, sont légèrement plus courtes que celles de l'espèce andine, mais elles sont surtout plus étroites et moins épaisses. Une première phalange antérieure adulte mesure 39,5 de longueur, 12,3 de largeur proximale et 15,3 d'épaisseur proximale. Une première phalange postérieure donne 42 12,5 et 16,7 pour les dimensions correspondantes. Trois deuxième phalanges antérieures adultes s'étagent entre 26,3 et 27 10,2 et 11,7 14,5 et 16 pour les mêmes dimensions. Une seconde phalange postérieure donne les chiffres 29,5 12,4 et 17,1. La phalange unguéale atteignait environ 31 de long, ce qui indique un sabot relativement petit.

En résumé, l'espèce fossile de la côte était moins puissante que celle de la sierra, mais l'élongation de ses membres lui conférait une stature presque égale. Cette différence de proportions entre d'ailleurs dans la règle générale, qui veut que dans un même groupe les animaux adaptés à un habitat montagnard se singularisent par des pattes relativement plus courtes. Il est probable qu'au contraire les proportions grêles observées chez le fossile de La Carolina se retrouvent dans l'actuel *Odocoileus* sp. X du même habitat, mais le manque de pièces squelettiques de celui-ci m'interdit d'effectuer une comparaison.

Genre *Hippocamelus* LEUCKART 1816.

= *Hippocamelus* LEUCKART 1816 (Dissert. Inaug. Equo bisulco Molinae, p. 24).

= *Cervequus* LESSON [1842].

= *Furcifer* WAGNER 1844, nec FITZINGER 1843.

= *Xenelaphus* GRAY 1869.

= *Anomalocera* GRAY 1869, nec TEMPLER 1837.

= *Huamela* GRAY 1873.

= *Creagroceros* FITZINGER 1873.

GÉNOTYPE : *Hippocamelus dubius* LEUCKART 1816, synonyme de *Equus bisulcus* MOLINA 1782.

Les représentants de ce genre, généralement de taille robuste, sont connus communément sous les noms de Guemal ou Huemul. Ils se caractérisent par leurs bois présentant une seule bifurcation, avec la branche postérieure toujours plus forte.

Un certain nombre de formes fossiles ont été décrites dans les pampas de l'Argentine et de l'Uruguay. Le genre était également représenté au Pléistocène dans les Andes boliviennes, ainsi qu'en témoignent divers fragments de bois que j'ai observés dans la collection Echazú. Actuellement, son aire de répartition est limitée aux régions froides : Patagonie et Andes centrales et méridionales. L'espèce-type, *H. bisulcus* (MOLINA 1782) habite la Patagonie et les Andes du S du Chili. Une autre forme, *H. antisiensis* (d'ORBIGNY 1834) se distingue principalement par ses bois bifurqués immédiatement au-dessus de la meule ; on le trouve à haute altitude, parfois à plus de 4.000 m, dans les Andes depuis le N du Chili jusqu'à l'Équateur. Plus exactement, sa présence « abondante » dans ce dernier pays, notamment sur les massifs du Chimborazo, du Pichincha et du Cotopaxi, a été mentionnée par R. Lydekker [1888] ; mais, selon G. M. Allen [1942, p. 413], Richardson l'a vainement recherché dans ces stations en 1912-13 ; personnellement, je n'ai jamais vu une mention précise de matériel récolté en Équateur, et aucun chasseur ou naturaliste équatorien n'a pu m'en certifier la présence dans le pays. Il est donc probable que l'espèce, qui d'ailleurs n'a jamais dû être commune dans les Andes équatoriennes, s'est con-

sidérablement raréfiée ou même qu'elle a disparu de cette zone. Je ne sais sur quel document F. Spillmann [1931, p. 27], s'appuie pour la considérer comme une forme de forêt ou de taillis, habitant la zone tropicale et subtropicale de l'Équateur !

Dans les fossiles équatoriens, je n'ai trouvé personnellement aucun indice du genre *Hippocamelus*, mais je lui rapporte avec doute un échantillon figuré par W. Branco.

? *Hippocamelus* sp.

= *Cervus* sp. BRANCO [1883, p. 130-131, pl. XVIII, fig. 5].

W. Branco [1883] signale un fragment de bois récolté à Punín et qui se caractérise par sa bifurcation placée immédiatement au-dessus de la meule. La figure indique une disposition assez comparable à celle qu'on observe chez l'actuel *H. antisiensis* ; elle rappelle aussi de très près des formes fossiles australes comme *H. sulcatus* (AMEGHINO). Mais elle est insuffisante pour donner une sécurité dans l'attribution générique. Il serait nécessaire de pouvoir étudier l'échantillon lui-même pour s'assurer si, comme chez *Hippocamelus*, la branche principale est bien la postérieure. Dans le cas contraire, la pièce pourrait appartenir au genre *Agalmaceros* étudié ci-après : elle présente d'ailleurs quelque analogie avec le type de l'espèce « *Blastocerus* » *Blicki* FRICK ; mais chez celle-ci l'ornementation des bois consiste en cannelures profondes et en tubercules très accusés qu'on n'observe pas dans l'exemplaire figuré par W. Branco. Il est donc plus probable que ce dernier représente bien un *Hippocamelus* du groupe de *H. antisiensis*.

L'animal était certainement très rare dans le gisement, et je n'en ai personnellement observé aucun reste. Il est probable que, comme aujourd'hui, il vivait à des altitudes plus élevées, de l'ordre de 4.000 m, et ce n'est qu'exceptionnellement qu'il descendait à des hauteurs plus faibles. Il se peut même que le fragment recueilli par W. Reiss ne corresponde pas à un animal mort sur place, mais qu'il ait été amené par les eaux courantes jusqu'au gisement de Punín.

Notons ici que l'attribution, faite par L. Kraglievich, du *Cervus riobambensis* de Wolf au genre *Hippocamelus*, est extrêmement improbable. L'auteur argentin, qui n'avait aucun renseignement sur l'espèce de Wolf, s'est probablement basé sur l'habitat de l'animal. J'ai déjà dit antérieurement que, selon toute vraisemblance, cette dénomination visait le Cerf commun des gisements andins équatoriens, c'est-à-dire *Odocoileus peruvianus*.

Genre *Agalmaceros*¹, nov.

= *Cervus* (part.) Branco [1883, p. 131], nec LINNÉ [1758].

= *Palaeoodocoileus* (part.) SPILLMANN [1931, p. 33].

= *Protomazama* (part.) SPILLMANN [1931, p. 42].

= *Blastocerus* (part.) Frick [1937, p. 205], nec WAGNER [1844].

GÉNOTYPE : *Blastocerus Blicki* FRICK 1937.

On observe, dans les gisements puniniens de la Sierra équatorienne, les restes d'un Cervidé plus massif et de formes plus courtes que les représentants du genre *Odocoileus*. Quelques caractères craniens et surtout la morphologie de ses bois ne permettent de l'inclure dans aucun des genres actuellement décrits, bien qu'il présente quelque affinité avec le genre *Hippocamelus*. Pour cette raison, je propose le nom de *Agalmaceros* gen. nov., avec comme génotype l'espèce en question qui a été nommée *Blastocerus blinki* par Ch. Frick [1937]. Cette forme, qui n'a reçu

1. ἄγαλμα = ornement.

originellement aucune diagnose, sera décrite ci-après. Elle constitue la seule espèce certaine du genre *Agalmaceros*. Mais il se pourrait qu'un petit Cervidé du Pléistocène ancien de Tarija (Bolivie) appartînt au même genre : je le ferai connaître plus loin.

Les principaux caractères diagnosiques d'*Agalmaceros* concernent d'abord ses bois ; ils comportent une branche principale qui, chez l'adulte, est presque droite dans sa plus grande longueur pour s'infléchir ensuite vers l'intérieur et vers l'arrière ; il peut exister une branche secondaire, toujours plus petite, qui s'insère du côté postéro-interne ; il n'existe jamais d'autre bifurcation ; l'ornementation consiste en cannelures profondes et en tubercules importants parfois foliacés. Le crâne est avant tout caractérisé par ses frontaux larges formant un angle très accusé avec les pariétaux ; on note aussi dans la base du crâne quelques particularités qu'on trouvera dans la description du génotype. Les pattes se singularisent par leurs métapodes courts et massifs.

Agalmaceros Blicki (FRICK 1937).

Fig.-texte 106 A, G, 107 B, E, 110 et Pl. VIII, fig. 4 à 6.

- (?) = *Cervus Chimborassi* WOLF [1875, p. 155] (*nomen nudum*).
 = *Cervus cf. chilensis* GAY. BRANTO [1883, p. 131-132 ; pl. XVIII, fig. 2].
 = *Palaeodocoileus Abeli* (part. : série dentaire) SPILLMANN [1931, p. 33].
 = *Palaeodocoileus gracilis* (part. : série dentaire) SPILLMANN [1931, p. 33].
 = *Protomastomys aequifortis* (part. : bois) SPILLMANN [1931, p. 42-44, pl. 9^e, nec pl. 8^e].
 = *Blastocerus blicki* FRICK [1937, p. 205-209, fig. 21].
 = « *Blaslocerus* » *Blicki* FRICK. Hoffstätter [1949 a, p. 93].

HOLOTYPE : F : AM. 28250. Frontaux avec bois subcomplets d'un individu adolescent. Alangasi (Mastodon Hill) ; figuré par Ch. Frick [1937, fig. 21] et ici Pl. VIII, fig. 4 et 5.

PARATYPE : F : AM. 28251. Partie inférieure du bois droit, avec fragment de frontal, d'un individu âgé, Alangasi ; figuré par Ch. Frick [1937, fig. 21] et ici fig.-texte 110 D.

GISEMENTS ET AGE GÉOLOGIQUE : Le matériel original, récolté par J. C. Blick et Ch. Falkenbach, et les pièces étudiées ci-après proviennent du Puninien du couloir interandin de l'Équateur entre 0 et 2° de latitude S.

HISTORIQUE ET MATÉRIEL D'ÉTUDE. — Après *Odocoileus peruvianus*, cette espèce est la plus commune dans la cangahua du dernier Interglaciaire.

Il est probable que c'est elle que T. Wolf avait en vue en créant le nom de *Cervus Chimborassi* qui, selon lui, désigne un Cerf de grande taille, qui dépassait même celle du *Cervus hibernicus* (c'est-à-dire *Megaloceros giganteus* BLUMENBACH) d'Europe. Encore que très exagérée, cette estimation n'a pu être inspirée que par la considération des bois de *A. Blicki*, qui peuvent atteindre une taille impressionnante. Par contre, je ne puis suivre l'opinion de Kraglievich et Berro [1932, p. 428], qui interprétaient l'espèce de T. Wolf comme un probable représentant de *Morenelaphus* ou de *Paraceros*, genres dont je ne connais jusqu'à présent aucun reste fossile en Équateur. Quoi qu'il en soit, le nom proposé par T. Wolf reste un *nomen nudum*.

En 1883, W. Branco mentionne et figure un fragment de bois que son ornementation très caractéristique place incontestablement dans l'espèce considérée. L'auteur allemand [Branco, 1883, p. 131-132, pl. XVIII, fig. 2] le rapprochait de *Cervus chilensis* GAY, c'est-à-dire de *Hippocamelus bisulcus* (MOLINA), dont il est évidemment distinct. Il convient de noter ici que F. Spillmann [1931, p. 34] considère que ce même reste entre dans son espèce « *Palaeodocoileus gracilis* », alors que, de toute évidence, les bois des deux formes appartiennent à des genres distincts.

Dans l'ensemble confus que représente le chapitre « *Cervinae* » (*sic*) du travail de F. Spillmann [1931, p. 27-44], certaines mentions se réfèrent à des pièces qui appartiennent vraisemblablement à l'espèce considérée ici. Il s'agit d'abord, comme je l'ai dit plus haut, des séries dentaires supérieures attribuées à « *Palaeodocoileus Abeli* » et à « *P. gracilis* » ; je n'ai pas retrouvé ces pièces, mais leurs dimensions (92 et 88 mm de longueur) sortent des limites de variation de l'*Odocoileus* fossile de la Sierra, et concordent au contraire avec la taille de

A. Blicki. Par ailleurs, le bois gauche incomplet figuré sur la 9^e pl. du même travail sous le nom de « *Protomazama aequatorialis* », appartient à un jeune individu de *Agalmaceros*, tandis que le lectotype de « *Pr. aequatorialis* » représente un jeune *Odocoileus*.

F. Spillmann avait une conception assez élastique des genres dont il était l'auteur, car diverses pièces de sa collection, malgré leurs caractères très particuliers qui les rattachent à l'espèce ici considérée, sont étiquetées les unes « *Palaeodocoileus* sp. » et les autres « *Protomazama* sp. ».

Parmi le matériel récolté en 1930-31 par J. C. Blick et Ch. Falkenbach dans les Andes de l'Équateur, Ch. Frick a séparé un certain nombre de bois ou de fragments, parfois fixés sur des frontaux, auxquels il a attribué le nom de *Blastocerus blicki* sp. nov. Malheureusement, cette création ne comporte aucune diagnose. L'auteur se contente d'indiquer qu'il range l'espèce dans le genre *Blastocerus* parce qu'elle présente une branche principale antérieure, tandis que la branche secondaire postérieure est atrophiée. Mais les pièces types sont désignées et figurées. L'hotype (F : AM. 28250), une voûte frontale munie de ses bois, appartient à un individu adolescent. Le mode de bifurcation de ses bois représente un cas exceptionnel dans l'espèce, qui est d'ailleurs assez variable à cet égard. La pièce n'est figurée originellement que par un schéma où les détails d'ornementation ont été omis. Heureusement, grâce à l'obligeance du Dr G. G. Simpson, j'ai pu obtenir deux bonnes photographies de l'original, qui sont reproduites ici (Pl. VIII, fig. 4, 5). Le paratype (F : AM. 28251) appartient à un individu âgé et donne une bien meilleure idée de la morphologie habituelle de l'espèce ; il a été également figuré par Ch. Frick ; j'ai pu aussi en étudier un moulage (coll. UC, fig. 110 D). Les autres fragments de bois rapportés par le même auteur à cette espèce n'ont pas été représentés, et me sont inconnus. On notera qu'il est fort étrange que, parmi le riche matériel récolté dans le Puninien de l'Équateur, Ch. Frick n'ait pu attribuer aucune dent ni aucun os des membres à ce grand Cervidé dont les bois sont relativement communs. Il est probable qu'une revision de la collection conduirait à attribuer à *A. Blicki* certaines pièces que Ch. Frick a classées comme « *Palaeodocoileus gracilis* ».

Les collections constituées à l'École Polytechnique de Quito comprennent un bon nombre d'exemplaires appartenant à cette espèce. Elle n'est pas rare dans la cangahua puninienne. J'en connais des restes depuis Puluxa (gis. 31) au S, jusqu'à la quebrada de Otón (gis. 6) au N ; mais les gisements les plus riches sont ceux de Punín (30) et d'Alangasí (20). A Otón en particulier, j'ai trouvé récemment une boîte crânienne bien conservée, munie de ses deux bois incomplets (V. 1820, Pl. VIII, fig. 6, Fig.-texte 110 E) et accompagnée de l'atlas ; il s'agit d'un individu relativement petit, mais parfaitement conforme au paratype de l'espèce. Je connais par ailleurs de nombreux fragments de bois, diverses boîtes crâniennes, des fragments de maxillaires et de mandibules, quelques vertèbres et un certain nombre d'os des membres.

DESCRIPTION. — Les bois présentent d'importantes variations, non seulement avec l'âge, mais aussi d'un individu adulte à l'autre. La morphologie la plus courante paraît être celle du paratype d'Alangasí, que l'on retrouve chez l'exemplaire d'Otón et chez des pièces de Punín. J'en ferai d'abord la description (Pl. VIII, fig. 6, Fig.-texte 110 D, E, E', E'', E''').

Les bois sont portés par des pédoncules courts, quelque peu comprimés antéro-postérieurement, et qui atteignent au maximum 41 mm de diamètre transversal. Ils prolongent la surface frontale et sont sensiblement perpendiculaires à celle du pariétal. La meule, très saillante, est formée par des ornements irréguliers, souvent foliacés, très vigoureux, qui ne sont pas sans rappeler ceux qu'on observe chez *Blastocerus*. Le bois est formé par une perche très puissante, qui porte une seule branche secondaire réduite, laquelle se détache à une distance de 6 à 9 cm au-dessus de la meule pour se diriger vers l'arrière et l'intérieur. Les branches principales sont presque rectilignes sur une assez grande longueur, et forment entre elles un V très ouvert. Chacune d'elles présente d'abord une section grossièrement circulaire, qui ne tarde pas à s'ovaliser par diminution du diamètre antéro-postérieur. On observe, de plus, un sillon principal qui court le long de la face postérieure,

Cette ovalisation et ce sillon postérieur permettent d'orienter les pointes de bois trouvées isolément. On voit ainsi que les deux branches principales, après s'être éloignées en forme de V, s'infléchissent vers l'intérieur et légèrement vers l'arrière, en donnant une figure très élégante. L'ornementation comprend des filets longitudinaux et surtout des tubercules très développés, parfois foliacés, parfois en forme de pointes qui peuvent atteindre 4 cm (voir V. 1777, fig. 110 F). Ces ornements très caractéristiques se retrouvent également sur la branche secondaire. La base des tubercules est parfois importante, et dans ce cas leur rupture pourrait suggérer l'existence d'un andouiller brisé : c'est probablement sur une observation de ce genre que Ch. Frick a supposé la présence de ramifications supplémentaires dans certains bois de cette espèce.



FIG. 110. — *Agalmaceros Blicki* (FRICK).

A-C : Bois juvéniles gauches $\times 1/5$. A et C : V. 1419 et 1417, Alangasi (Pichincha), coll. F. Spillmann ; B : V. 1812, Mañatut, Punín (Chimborazo), coll. C. Reyes.
 D : Moulage du paratype $\times 1/5$: F. AM, 28251, Alangasi (Pichincha), coll. Blick et Falkenbach.
 E, E', E'', E''' : Boîte crânienne avec bois incomplets, V. 1820 ; faces postérieure, antérieure et latérale $\times 1/5$, face ventrale $\times 2/5$; Otón (Pichincha), coll. R. Hoffstetter.
 F-H : Fragments de bois $\times 1/5$. F et G : V. 1777 et V. 1418, Alangasi (Pichincha) ; H : V. 2968, Puluza, Flores (Chimborazo).

Le type de l'espèce (Pl. VIII, fig. 4, 5) représente une variété rare ; ses perches peu divergentes, bien recourbées vers l'arrière et peu ornementées, représentent sans doute un caractère juvénile, que nous retrouverons plus loin. Mais sa singularité concerne la branche secondaire relativement forte et longue, et insérée presque immédiatement au-dessus de la meule.

Une autre variante, dont je n'ai observé qu'un exemplaire, correspond à une base de bois

rectiligne, de 15 cm de long environ. Elle ne montre aucune trace de ramification postéro-interne et de plus son ornementation, constituée par des nodules alignés, est moins vigoureuse que de coutume.

Je considère comme appartenant à de jeunes individus de la même espèce, des bois plus grêles dont les meilleurs ont été trouvés l'un à Alangasi (V. 1419), l'autre à Mañatul, Punín (V. 1812), et qui sont représentés dans la fig. 110 A, B. Ils atteignent l'un et l'autre une longueur d'environ 45 cm, mesurée depuis la meule jusqu'à la pointe le long de la courbure. La perche est incurvée à la fois vers l'intérieur et vers l'arrière. La branche secondaire est à peine amorcée, mais elle occupe la même position que dans la forme adulte courante. L'ornementation comprend des cannelures longitudinales, parfois prédominantes, parfois partiellement effacées, mais toujours accompagnées des tubercules caractéristiques de l'espèce.

Un exemplaire encore plus jeune de la même espèce est représenté par le bois (EPN, V. 602) figuré par F. Spillmann [1931, pl. 9^e] et rapporté par lui à « *Protomazama aequatorialis* » ; il est génériquement distinct du lectotype de cette espèce. On y retrouve la même courbure que dans les deux pièces précédentes, et, bien qu'il n'y ait pas à proprement parler de branche secondaire, on en observe une ébauche à sa place habituelle. L'ornementation est assez effacée, comme il est normal dans un bois juvénile.

Le crâne (fig. 110 E, E', E'', E''') est caractérisé d'abord par un angle très marqué au niveau de la suture fronto-pariétale. Cet angle mesure environ 110° sur les diverses pièces que j'ai observées, tandis qu'il ne s'éloigne guère de 130° chez *Odocoileus* et *Hippocamelus*. Cela donne au front de *Agalmaceros* un aspect tombant très particulier (voir profil, fig. 110 E''').

Vu de face, le front apparaît large et plat. Sa largeur minima, entre la base des bois et les orbites, varie de 93 à environ 110. Mais l'impression de largeur est encore accentuée par l'existence d'un bombement marginal qui prolonge les pédoncules des bois vers les orbites. Les foramens supra-oculaires sont simples ; ils débouchent directement sur la surface frontale et non au fond d'un sillon longitudinal, comme chez la plupart des autres genres. L'écartement entre les centres des deux foramens varie de 58 à 61 dans 4 échantillons observés, alors qu'il est toujours inférieur à 50 chez l'*Odocoileus* des mêmes gisements.

La face postérieure du crâne, avec son bord supérieur aplati, ressemble à celle d'*Odocoileus* et diffère nettement de *Mazama*. Quatre mesures donnent 90,5 91,8 95,5 et 97,7 comme diamètre bimastoïde, et 52,8 55 55 et 56 comme diamètre bicondylaire.

La face inférieure (fig. 110 E') a pu être étudiée sur 3 individus. Les surfaces des condyles s'étendent peu vers l'avant. Le basioccipital est court et large, de sorte que les tubercules pharyngés sont peu éloignés des condyles ; le même élément est beaucoup plus long chez *Odocoileus* ; il est également court chez *Blastocerus*, *Ozotoceras* et *Hippocamelus* autant que je puisse en juger par des figures [A. Cabrera, 1941, fig. 9 ; J. A. Allen, 1905, pl. VI] ; il est encore plus court chez les divers *Mazama* que j'ai pu observer. La bulle tympanique est petite, peu renflée, et porte en son centre une pointe vigoureuse. La dépression tympanohyale occupe une position postéro-externe, voisine de l'apophyse paroccipitale. Le conduit auditif est court et porte une crête longitudinale. Le foramen ovale est quelque peu variable dans sa forme, mais il est toujours réduit, en tout cas beaucoup plus petit que le *for. orbito-rotundum*, contrairement à ce qu'on observe chez *Hippocamelus*.

En vue latérale, la boîte crânienne se caractérise surtout par son angle fronto-pariétal. Sa partie postérieure a quelque analogie avec *Blastocerus* et *Odocoileus*. Les apophyses paroccipitales sont malheureusement brisées, mais il semble qu'elles se dirigeaient davantage vers l'arrière.

J'ai pu étudier un maxillaire d'un animal jeune (V. 589), au stade Dp³ Dp³ Dp⁴ M¹ M², la dernière dent n'ayant pas encore atteint la table d'usure. La pièce est plus forte que chez *Odocoileus*. En avant des dents, la région palatine est plus large et plus courte et la crête marginale

présente une courbure plus accentuée. Les dents répondent aux dimensions antéro-postérieures suivantes :

Dp^2 : 12; Dp^3 : 13; Dp^4 : 15,8; Dp^2-Dp^4 : 40; M^1 : 19; M^2 (vierge): 20,8.

On voit donc que les dents de lait antérieures sont sensiblement de la même taille que celles d'*Odocoileus peruvianus ustus*; au contraire Dp^4 est nettement plus forte. Mais surtout les molaires définitives atteignent des dimensions supérieures. Je connais en outre 3 M^1 qui mesurent 18 et 18,2 à l'état vierge et 17,7 après usure. Par ailleurs, je considère comme appartenant à des femelles de la même espèce des dents de taille un peu plus faible, 16 à 17 pour M^1 , 17 à 18,3 pour M^2 , mais qui dépassent les dimensions des dents correspondantes de l'*Odocoileus puninien*.

La longueur totale de la série dentaire supérieure devait osciller autour de 90 mm, dimension qui concorde avec les séries attribuées par F. Spillmann à *P. Abeli* (92 mm) et à *P. gracilis* (88 mm), lesquelles appartiennent vraisemblablement à *A. Blicki*.

Une branche mandibulaire (V. 724) d'un animal âgé, aux dents usées, appartient certainement à la même espèce. Elle se caractérise par sa grande hauteur, qui atteint 32 mm sous le lobe moyen de M_3 , et par la forte courbure de son bord inférieur. Les longueurs respectives des dents sont les suivantes :

P_2 : ?; P_3 : 12; P_4 : 12,3; M_1 : 16; M_2 : 17,5; M_3 : 24,4; M_1-M_3 : 56.

On voit que les prémolaires sont peu différentes de celles d'*Odocoileus*, mais que, comme dans la mâchoire supérieure, ce sont les vraies molaires qui accusent une taille plus forte. Par analogie de taille, on peut rapporter également à *A. Blicki* quelques dents isolées qui figurent dans le lot étudié.

Les vertèbres, dont je connais surtout des cervicales, présentent le même style que celles des Cervidés en général. Elles se distinguent de celles de *O. peruvianus* cf. *ustus* par leur taille plus forte.

Deux fragments proximaux d'omoplates se caractérisent par une cavité glénoïde et un col dont les dimensions sont plus grandes que chez l'*Odocoileus puninien*.

Je dispose de 2 humérus complets (voir V. 1438, fig. 106 A) et d'un fragment distal, qui me donnent les mesures suivantes :

	V. 1770	V. 1438	V. 1832
Longueur totale.	212	209	—
Longueur, depuis la tête articulaire.	199	194	—
Largeur proximale.	53,5	52,3	—
Largeur distale.	44,2	42,7	43,5

Un fragment proximal de radius (V. 1781) mesure 41 mm de largeur proximale.

Du carpe, je ne connais qu'un pyramidal (V. 1764) qui mesure 19 mm de dimension antéro-postérieure.

Deux métacarpiens complets (Voir V. 1810, fig. 106 G) répondent aux dimensions suivantes :

	V. 1810	V. 1827
Longueur.	156	152
Largeur proximale.	32,8	32,9
Largeur au milieu.	20,8	21,3
Largeur sur les tubercules latéro-distaux.	35,3	34,8
Largeur de l'articulation distale.	36,3	35,5

On remarquera que, alors que l'humérus est à la fois plus fort et plus long que chez l'*Odocoileus*.

leus fossile, le métacarpe est plus court, mais nettement plus large. Ses proportions particulières le rendent immédiatement reconnaissable, comme on peut le voir sur la fig. 106.

On reconnaît aussi les phalanges de cette espèce par leur forme lourde. Quatre phalanges proximales antérieures donnent les chiffres suivants :

	V. 1748	V. 1750	V. 616	V. 1753
Longueur.	44,2	43	41	40,8
Largeur proximale.	18,3	18,8	16,5	17,4
Épaisseur proximale.	23	22,5	20a	20,7

Le fémur ne m'est connu que par des fragments (voir V. 1783, fig. 107 B), toujours reconnaissables par leur taille plus forte que chez *Odocoileus*. Chez l'un d'eux, la largeur proximale atteint 64, le diamètre antéro-postérieur de la tête articulaire 28,8 (contre 25-26,5 chez l'*Odocoileus* fossile), le diamètre de la diaphyse 23,5 (contre 19-21,2 chez l'*Odocoileus* fossile).

Je n'ai rencontré ni tibia, ni calcanéum, ni astragale, susceptibles d'être rapportés à cette forme.

Un naviculo-cuboïde (V. 1763) mesure 35,5 de largeur et 30,7 de dimension dorso-plantaire. Un autre, plus fort encore, appartient à un individu âgé car le 3^e cunéiforme lui est soudé ; il répond à 40,2 et 34 pour les mêmes dimensions.

Divers fragments de métatarsiens ont été récoltés. Une seule pièce complète (V. 1433, fig. 107 E) mesure :

Longueur : 198. — Largeur proximale : 32,6. — Largeur au milieu : 19,5. — Largeur sur les tubercules latéro-distaux : 35,4. — Largeur de l'articulation distale : 36,6.

Ce segment, évidemment plus court et plus trapu que celui d'*Odocoileus*, concorde parfaitement avec les caractéristiques du canon antérieur.

Deux premières phalanges postérieures mesurent :

	V. 606	V. 1754
Longueur.	47,5	46,4
Largeur proximale.	18	18,8
Épaisseur proximale.	22,4	22,4

Par ses diverses dimensions, *A. Blicki* se révèle nettement plus fort que *O. peruvianus ustus*. La tête, les vertèbres et les segments proximaux des membres sont plus puissants aussi bien dans leurs mesures longitudinales que transversales. Par contre les métapodes, bien que plus larges et plus épais, sont plus courts, ce qui devait conférer à l'animal une allure beaucoup moins élancée. Ce caractère est probablement corrélatif de l'habitat en haute montagne.

En résumé, *Agalmaceros Blicki* est typiquement une forme andine qui a vécu durant le 3^e Interglaciaire dans les hautes vallées équatoriennes. On en retrouve les restes depuis 2.500 jusqu'à plus de 3.000 m d'altitude. Mais la morphologie de ses membres peut faire supposer qu'il fréquentait des zones plus élevées où ses restes n'ont pas été conservés. Biologiquement, il apparaît un équivalent de *Hippocamelus*, celui-ci étant localisé dans les Andes du Centre et du S, et, durant le Pléistocène, dans la pampa argentine, tandis qu'*Agalmaceros* le remplaçait plus au N.

Autres espèces d'*Agalmaceros*.

A. Blicki paraît assez isolé parmi les Cervidés connus, et l'on ne peut guère donner de précisions sur ses ancêtres possibles.

Un atlas, qui fait partie du matériel récolté par F. Spillmann au Río Chiche, concorde bien,

en forme et dimensions, avec celui de *A. Blicki*. Mais il serait téméraire de tenter une détermination, même générique, sur cette seule pièce.

Je crois pouvoir rapprocher du même groupe un petit Cervidé encore inédit de Tarija (Bolivie). Je n'en connais que quelques bases de bois, dont l'une est figurée ici¹ (Pl. VIII, fig. 7, 7 a). J'en ai vu une dizaine dans la collection Echazú du Musée de La Paz, toutes très analogues entre elles. Il s'agit de bois simples, non ramifiés : les pièces les plus grandes, qui atteignent 125 mm de longueur, ne montrent aucune trace de division. La partie basale, seule connue, est quasi rectiligne. La meule est pratiquement absente. L'ornementation consiste en filets longitudinaux séparés par des cannelures. Mais de plus la face antéro-externe possède constamment des tubercules petits mais très saillants qui rappellent, en plus simple et en moins vigoureux, l'ornementation si caractéristique de *A. Blicki*. Je propose, pour cette espèce tarijéenne, le nom de ?*Agalmaceros tarijensis* sp. nov. Son âge géologique, qui correspond au Pléistocène ancien, permet de la considérer comme une forme ancestrale, également andine, à partir de laquelle on pourrait supposer une filiation vers l'espèce puninienne. ?*A. tarijensis* se distingue spécifiquement par sa taille beaucoup plus petite et par ses bois plus simples sans trace de ramification. Toutefois sa position générique demande une confirmation établie sur les autres éléments squelettiques et en particulier sur le crâne.

Genre *Mazama* RAFINESQUE 1817.

- = *Mazama* RAFINESQUE 1817 (*Amer. Month. Mag.*, vol. 1, p. 44).
- = *Subulo* H. SMITH 1827, nec *Subula* SCHUMACHER 1817.
- = *Passalites* GLOGER 1841.
- = *Subula* LESSON 1842, nec SCHUMACHER 1817.
- = *Coassus* GRAY 1843.
- = *Homelaphus* GRAY 1872.
- = *Nanelaphus* FITZINGER 1873.
- = *Doryceros* FITZINGER 1873.

GÉNOTYPE : *Mazama tema* RAFINESQUE 1817.

Ces Dagquets sont pratiquement localisés dans la zone intertropicale américaine, c'est-à-dire que leur aire de répartition englobe une grande partie de l'Amérique du Sud et de l'Amérique Centrale.

Il va sans dire que je considère comme hautement fantaisiste l'opinion de F. Spillmann [1931, p. 28-29], selon laquelle *Mazama* et *Xenelaphus* (c'est-à-dire *Hippocamelus*) auraient des affinités étroites avec les *Cervulinae*. Il s'agit en fait d'authentiques *Odocoileinae*.

En Équateur, la faune actuelle comprend d'abord des animaux de montagne, connus localement sous le nom de « Cervicabra ». Outre leur petite taille, ils se caractérisent par la profondeur de leurs fosses lacrymales. Il s'agit essentiellement de *M. rufina* (PUCHERAN 1852) localisée dans ce pays, et qui se rencontre à des altitudes comprises entre 3.000 et 4.000 m. C'est sans doute à la même espèce qu'appartient un animal mentionné par E. Lönnberg [1913 a, p. 34] comme *M. bricenii* THOMAS, cette dernière étant en réalité une forme voisine du Venezuela.

Par ailleurs un autre groupe, qui reçoit localement le nom de « Soche », est constitué par des animaux généralement plus forts, mais toujours modestes, et qui se rencontrent dans des climats tropicaux ou subtropicaux. On y reconnaît deux grandes espèces : *M. americana* (ERXLEBEN 1777) = *rufa* (ILLIGER 1811) et *M. simplicicornis* (ILLIGER 1811) ; toutes deux habitent l'ensemble de la zone intertropicale sud-américaine ; on les connaît également dans le Pléistocène

1. Cette pièce, qui constitue le type de l'espèce, est cataloguée au Muséum de Paris sous le n° 1950. 13-1.

du Brésil oriental. Par ailleurs, J. A. Allen [1915] a créé diverses espèces pour des formes équatoriennes ; il s'agit de *M. zamora* de la région sud-orientale, de *M. gualea* et *M. fuscata* de la partie occidentale. Il conviendra de reviser ces créations pour préciser leur valeur et leur rang exact, car il n'est pas impossible que certaines représentent de simples sous-espèces ou races géographiques des deux grandes espèces tropicales.

En ce qui concerne le matériel fossile, j'ai déjà dit que les restes de Cervidés, rapportés par F. Spillmann [1931] au groupe des *Mazama* sous le nom de *Protomazama aequatorialis*, se répartissent en réalité entre les genres *Odocoileus* et *Agalmaceros*.

J'ai cependant observé, dans les récoltes de C. Reyes effectuées à Chalán (Punín), trois pièces que leur taille me conduit à inclure dans le genre *Mazama*.

Mazama cf. *rufina* (PUCHERAN 1852).

Une Dp⁴ gauche (EPN, V. 1819), presque vierge, de 9,3 mm de longueur antéro-postérieure et de 8,8 de largeur à la base, est un peu plus forte que la dent correspondante de l'actuel *Pudu mephistophiles*. Elle paraît concorder avec la taille de *M. rufina* ; mais le matériel dont je dispose de cette espèce, 3 crânes adultes, munis de leur dentition définitive, ne me permet pas une comparaison précise.

La pièce provient du Puninien de Chalán.

Mazama sp.

Je rapporte également à ce genre, à cause de leur taille, deux autres pièces du même gisement. Il s'agit en premier lieu d'un calcanéum (EPN, V. 1807, fig. 108 D) qui mesure 56,5 de longueur et 20,5 de dimension dorso-plantaire maxima. D'autre part une première phalange (EPN, V. 1749) atteint 32,6 de longueur, 11,2 de largeur proximale et 12,9 d'épaisseur proximale. Bien que je n'aie pas d'éléments de comparaison, j'estime que les dimensions de ces pièces indiquent une forme de taille supérieure à celle de l'espèce précédente.

Genre **Pudu** GRAY 1850.

= *Pudu* GRAY 1850 (*Proc. Zool. Soc.*, p. 242).

= *Nanelaphus* (part. : *N. pudu*) FITZINGER 1873.

= *Pudua* GARROD 1877.

= *Mazama* (part. : *M. fusca*) SPILLMANN [1931].

incl. *Pudella* THOMAS 1913.

Ces formes naines, caractérisées par l'atrophie des glandes tarsiennes, métatarsiennes et interdigitales, habitent exclusivement les Andes, à grande altitude.

L'espèce méridionale, *P. pudu* (Molina), est le type du sous-genre *Pudu*, localisé dans les Andes du Chili.

L'espèce équatorienne, *P. mephistophiles* (DE WINTON 1896) a été séparée subgénériquement par Thomas en 1913 sous le nom de *Pudella*. C'est la même que F. Spillmann [1931] a considérée comme une nouvelle espèce de *Mazama*, à laquelle il a attribué le nom de *M. fusca* SPILLM.

Une forme plus nordique, *P. mephistophiles Wetmorei* LEHMANN 1945, est commune en Colombie. Elle se distingue surtout de la précédente par sa coloration presque noire au lieu de rousse.

Aucun reste fossile, même dans les gisements d'altitude, n'est encore connu qui puisse être attribué à ce genre.

CONCLUSIONS

Les faunes décrites dans les chapitres précédents appartiennent toutes au Pléistocène. Elles constituent la totalité des archives actuellement disponibles sur les Mammifères fossiles de l'Équateur. Les terrains tertiaires de ce pays se sont en effet révélés improductifs jusqu'à présent dans ce domaine.

L'ensemble étudié représente une quarantaine d'espèces réparties dans 7 ordres et 14 familles. On en trouvera la liste, ordonnée zoologiquement, dans le tableau XXVII qui porte en outre les indications de répartitions géographiques et stratigraphiques.

Le nombre des formes récoltées est donc relativement faible, et ne peut prétendre à donner une idée complète de la faune pléistocène équatorienne. Il convient de remarquer à cet égard que la plupart des fossiles recueillis correspondent à des animaux de taille grande ou moyenne ; les petites formes, comme les Marsupiaux, les Chauves-Souris, les Rongeurs et les Singes, ne sont pratiquement pas représentées ; or, ce sont précisément les groupes qui, dans la faune actuelle, comptent les espèces les plus nombreuses. Par ailleurs, l'échelle stratigraphique intéressée par les récoltes est singulièrement courte ; elle comprend principalement du Pléistocène supérieur et un peu de Pléistocène moyen. Enfin, même dans les horizons productifs, tous les milieux biologiques ne figurent pas ; la lacune la plus notoire correspond à la faune de la grande forêt tropicale.

Sur cette liste relativement courte, j'ai été amené à créer, dans ce travail ou dans les notes qui l'ont précédé, 2 genres, 3 sous-genres, 8 espèces et 2 sous-espèces. De plus, un certain nombre d'espèces nommées antérieurement par divers auteurs, mais qui n'avaient pratiquement reçu aucune diagnose, ont été décrites pour la première fois. Ces multiples créations représentent un fort pourcentage dans la faune étudiée. Elles ne traduisent cependant pas une propension personnelle vers des coupures exagérément étroites. Elles sont d'ailleurs compensées par la suppression d'un bon nombre de genres et d'espèces que j'ai dû faire tomber en synonymie. C'est en réalité notre connaissance insuffisante des faunes intertropicales sud-américaines qui explique que je me sois trouvé devant une grosse proportion de formes ou de sections inconnues jusqu'alors.

En fait, les Mammifères pléistocènes sud-américains ont été particulièrement étudiés dans le Pampéen d'Argentine. Les résultats concernent une faune de plaine tempérée ou tempérée froide. Or, l'Équateur se situe en plein cœur de la zone intertropicale ; il est en outre remarquable par sa diversité, puisque c'est à la fois un pays pacifique, andin et amazonien. On y trouve donc, au Quaternaire comme aujourd'hui, des milieux biologiques variés, qui comprennent notamment des régions de haute montagne et des plaines tropicales. Les unes et les autres correspondent à des conditions de vie profondément distinctes de celles qui régnaient dans la pampa argentine ou dans la Patagonie.

A vrai dire, en ce qui concerne les faunes andines du Quaternaire, nous sommes déjà informés par la belle monographie que M. Boule a consacrée au riche gisement de Tarija. Mais celui-ci, situé au S de la Bolivie, correspond à une région plus australe moins élevée et son niveau productif est plus ancien que ceux qui ont été exploités dans les Andes équatoriennes. Les faunes proprement tropicales sont plus mal connues encore. Les seuls travaux un peu amples, d'ailleurs

assez anciens, intéressent uniquement le Brésil oriental. Il s'agit principalement des mémoires scientifiques de Lund et de la consciencieuse revision effectuée par Winge. Mais les cavernes de Lagoa Santa, qui ont fourni le matériel fossile, sont très éloignées de la côte équatorienne, dont elles sont séparées par l'immense Amazonie et par la formidable barrière des Andes. Il ne faut donc pas s'étonner de trouver des différences — au moins spécifiques — entre les faunes du littoral Pacifique et celles des provinces Atlantiques.

Le matériel équatorien nous fait connaître essentiellement 3 ensembles faunistiques : 1) une faune andine du Pléistocène moyen (Chichéen) ; 2) une faune andine du Pléistocène supérieur (Puninien) ; 3) une faune littorale du Pléistocène supérieur (Carolinien).

1) *La faune chichéenne* est la plus incomplètement connue. Elle présente cependant un cachet tout à fait caractéristique, avec son Cheval et son Paléolama aux formes extraordinairement lourdes. Il s'agit apparemment d'animaux très spécialisés, qui se sont différenciés dans les Andes équatoriales. On ne les connaît pas dans d'autres régions, et l'on ignore encore leurs ancêtres immédiats. Eux-mêmes se sont vraisemblablement éteints sur place avant la 3^e Glaciation, sans laisser de descendants directs.

2) *La faune puninienne*, avec 14 espèces étudiées ici, est certainement l'une des mieux connues. Sauf en ce qui concerne les petites espèces, qui ne paraissent pas avoir été fossilisées, on ne peut guère espérer que les nombreux gisements déjà exploités fournissent encore beaucoup de formes nouvelles.

Cette faune diffère profondément de la précédente, et il est impossible d'admettre une filiation directe à partir du Cheval et du Paléolama chichéens vers les formes homologues du Puninien. Il semble donc que la 3^e Glaciation ait coïncidé, dans les Andes équatoriennes, avec un important renouvellement de faune, tout au moins en ce qui concerne les Ongulés. Il est possible qu'au contraire les Mastodontes, dont nous ne connaissons pratiquement pas les formes locales du Pléistocène moyen, aient subi une évolution sur place pour aboutir au singulier sous-genre *Haplomastodon*, que l'on ne connaît encore que dans le couloir interandin de l'Équateur. Mais il semble hors de doute que l'ensemble puninien doit une bonne partie de ses éléments à des migrations venues du S. On relève, en effet, un certain nombre d'affinités entre la faune du Pléistocène supérieur de la Sierra équatorienne et celle du Pléistocène inférieur de la Bolivie. On remarque en particulier que le Cheval puninien, *E. (A.) Andium*, est une forme diminutive de l'espèce tarijéenne, *E. (A.) insulatus*, dont il se distingue en outre par une tendance à la disparition de certains caractères archaïques. De même, le Paléolama équatorien, *P. Reissi*, pourrait être un descendant de *P. Weddelli*, dont il diffère essentiellement par l'acquisition de colonnettes supplémentaires aux molaires inférieures. On aboutirait à des conclusions analogues en considérant les Félidés respectifs des deux gisements : Pumas, Jaguars et Smilodontes. On ne peut cependant établir de telles correspondances pour chacun des éléments des deux faunes. Il existe même une dissemblance accusée, mais dont l'explication est aisée.

Le caractère plus moderne du Puninien est mis en évidence par l'absence des genres *Cuvieronius*, *Hippidion*, *Onohippidium*, *Toxodon* et *Macrauchenia* que l'on connaît à Tarija. C'est peut-être aussi la différence d'âge qui explique la disparition des Glyptodontidés et la composition bien distincte de la faune canine. Mais en outre, dans l'interprétation de certaines des différences observées, il faut tenir compte du fait que, au Pléistocène comme de nos jours, la Bolivie et l'Équateur ont appartenu à des zones biogéographiques distinctes. Un tel facteur a pu jouer dans le cas de *Haplomastodon* qui ne paraît pas s'être étendu loin vers le S. Une bonne part de la disparité constatée dans les Gravigrades relève sans doute de la même explication, car en particulier *Megatherium* et *Lestodon* paraissent confinés dans les régions australes, tandis que *Ore-*

TABLEAU XXVII

MAMMIFÈRES PLÉISTOCÈNES DE L'ÉQUATEUR	RÉGION PACIFIQUE		RÉGION ANDINE			Région amazonienne
	Carolinien (Pléist. sup.)	Pléistocène. (niv. indét.)	Pléistocène (niv. indét.)	Chichéen (2 ^e Interglac. ?)	Puinica (3 ^e Interglac.)	Pléistocène (niv. indét.)
Ordre : MARSUPIALIA ILLIGER 1811.						
Superfam. <i>Didelphoidea</i> OSBORN 1910.						
Fam. <i>Didelphidae</i> GRAY 1821.						
Gen. et sp. indet.	×					
Ordre : EDENTATA CUVIER 1798.						
Sous-ordre XENARTHRA COPE 1899.						
Infra-ordre PILOSA FLOWER 1883.						
Superfam. <i>Megalonychoidea</i> SIMPSON 1931.						
Fam. <i>Megalonychidae</i> ZITTEL 1892.						
Gen. et sp. indet.	×					
Fam. <i>Megatheriidae</i> OWEN 1843.						
Gen. <i>Eremotherium</i> SPILL. 1948.						
<i>carolinense</i> SPILL. 1948.	×	×				
<i>elenense</i> (HOFFST. 1949)	×					
? sp.						×
Gen. et sp. indet.					×	
Fam. <i>Mylodontidae</i> AMEGH. 1889.						
Sous-fam. <i>Mylodontinae</i> GILL 1872.						
Gen. <i>Glossotherium</i> OWEN 1840.						
sg. <i>Glossotherium</i> OWEN 1840.						
<i>tropicorum</i> nov. sp.	×					
sp.		×				
sg. <i>Oreomyodon</i> HOFFST. 1949.						
<i>Wegneri</i> (SPILL. 1931)						
Sous-fam. <i>Scelidotheriinae</i> AMEGH. 1904.					×	
Gen. <i>Scelidotherium</i> OWEN 1840.						
<i>Reyesi</i> nov. sp.	×					
Infra-ordre CINGULATA ILLIGER 1811.						
Superfam. <i>Dasypodoidea</i> SIMPSON 1931.						
Fam. <i>Dasypodidae</i> BONAPARTE 1838.						
Sous-fam. <i>Dasypodinae</i> GILL 1872.						
Gen. <i>Propraopus</i> AMEGH. 1881.						
<i>magnus</i> (WOLF 1875)					×	
Sous-fam. <i>Chlamytheriinae</i> HAY 1930.						
Gen. <i>Chlamytherium</i> LUND 1838.						
<i>occidentale</i> nov. sp.	×					
Ordre RODENTIA BOWDICH 1821.						
Sous-ordre HYSTRICHOMORPHA BRANDT 1855.						
Superfam. <i>Cavioidea</i> KRAGLIEVICH 1930.						
Fam. <i>Hydrochoeridae</i> GILL 1872.						
Sous-fam. <i>Hydrochoerinae</i> WEBER 1928.						
Gen. <i>Neochoerus</i> HAY 1926.						
<i>Sirasakae</i> (SPILL. 1941)	×					
Superfam. <i>Octodontioidea</i> SIMPSON 1945.						
Fam. <i>Capromyidae</i> SMITH 1842.						
Gen. <i>Drytomomys</i> ANTHONY 1922.						
<i>aequatorialis</i> ANTHONY 1922.			×			
Fam. <i>Echimyidae</i> MILLER et GIDLEY 1918.						
Gen. <i>Proechimys</i> ALLEN 1889.						
sp.	×					

MAMMIFÈRES PLÉISTOCÈNES DE L'ÉQUATEUR	RÉGION PACIFIQUE		RÉGION ANDINE			Région amazonienne
	Carolinien (Pléist. sup.)	Pléistocène (niv. indéf.)	Pléistocène (niv. indéf.)	Chichéen (2° Interglac. ?)	Puinien (3° Interglac.)	Pléistocène (niv. indéf.)
Ordre CARNIVORA BOWDICH 1821.						
Sous-ordre FISSIPEDA BLUMENBACH 1791.						
Superfam. Canoidea SIMPSON 1931.						
Fam. Canidae GRAY 1821.						
Sous-fam. Caninae GILL 1872.						
Gen. <i>Dusicyon</i> H. SMITH 1839.						
sg. <i>Dusicyon</i> H. SMITH 1839.						
<i>culpaeus</i> (MOLINA 1789).						
subsp. cf. <i>Riveti</i> (TROUSSERT 1911)...					×	
sp.			×	?		
<i>Sechurae</i> (THOMAS 1900).						
subsp. <i>elenensis</i> nov.	×					
Sous-fam. <i>Simocyoninae</i> ZITTEL 1893.						
Gen. <i>Procyon</i> GIEBEL 1855.						
<i>Orcesi</i> nov. sp.	×					
Superfam. <i>Feloidea</i> SIMPSON 1931.						
Fam. <i>Felidae</i> GRAY 1821.						
Sous-fam. <i>Felinae</i> TROUSSERT 1885.						
Gen. <i>Felis</i> LINNÉ 1758.						
sg. <i>Puma</i> JARDINE 1834.						
<i>platensis</i> AMEGH. 1889 ¹	×					
Gen. <i>Panthera</i> OKEN 1816.					×	
sg. <i>Jaguaris</i> SEVERTZOW 1858.						
<i>onca</i> (LINNÉ 1758).						
subsp. <i>andina</i> nov.					×	
Sous-fam. <i>Machairodontinae</i> GILL 1872.						
Gen. <i>Smilodon</i> LUND 1842.						
sp.	×				×	
Ordre PROBOSCIDEA ILLIGER 1811.						
Sous-ordre ELEPHANTOIDEA OSBORN 1921.						
Fam. <i>Gomphotheriidae</i> CABRERA 1929.						
Sous-fam. <i>Anancinae</i> HAY 1922.						
Gen. <i>Haplomastodon</i> HOFFST. 1950, nouv. rang.						
sg. <i>Haplomastodon</i> HOFFST. 1950.						
<i>Chimborazi</i> (PROAÑO 1922)					×	
sg. <i>Aleamastodon</i> nov.						
<i>guayasensis</i> nov. sp.	×					
Gen. et sp. indéf.	×					
Gen. et sp. indéf.			×			
Gen. et sp. indéf.						×
Sous-fam. <i>Cuvieroninae</i> CABRERA 1939.						
Gen. <i>Cuvieronius</i> OSBORN 1923.						
<i>hyodon</i> (FISCHER 1814)			×	?	??	
Ordre PERISSODACTYLA OWEN 1848.						
Sous-ordre HIPPOMORPHA WOOD 1937.						
Superfam. <i>Equoidea</i> HAY 1903.						
Fam. <i>Equidae</i> GRAY 1821.						
Sous-fam. <i>Equinae</i> STEINMANN et DÖDERLEIN 1890.						
Gen. <i>Onohippidium</i> MORENO 1891.						
sp.			×			
Gen. <i>Equus</i> LINNÉ 1758.						
sg. <i>Amerhippus</i> HOFFST. 1950, nouv. rang.						
<i>Andium</i> WAGNER-BRANCO 1883.					×	
<i>Santae-Elenae</i> (SPILL. 1938)	×					
<i>Martinei</i> (SPILL. 1938)				×		
Ordre ARTIODACTYLA OWEN 1848.						
Sous-ordre TYLOPODA ILLIGER 1811.						
Fam. <i>Camelidae</i> GRAY 1821.						
Sous-fam. <i>Camelinae</i> ZITTEL 1893.						
Gen. <i>Palaeolama</i> GÉRAVIS 1867.						
<i>Reissi</i> (BRANCO 1883)					×	
<i>aequatorialis</i> nov. sp.	×					
<i>crassa</i> nov. sp.				×		
Sous-ordre RUMINANTIA SCOPOLI 1777.						
Infra-ordre PECORA LINNÉ 1758.						
Superfam. <i>Cervoidea</i> SIMPSON 1931.						
Fam. <i>Cervidae</i> GRAY 1821.						
Sous-fam. <i>Odocoileinae</i> POCKOCK 1923.						
Gen. <i>Odocoileus</i> RAFINESQUE 1832.						
<i>peruvianus</i> (GRAY 1874).						
subsp. cf. <i>ustus</i> TROUSSERT 1911.					×	
<i>Salinae</i> (FRICK 1937)	×					
Gen. <i>Mazama</i> RAFINESQUE 1817.						
? <i>rufina</i> (PUCHERAN 1852)					×	
sp.					×	
Gen. <i>Agalmaceros</i> nov.						
<i>Blücki</i> (FRICK 1937)					×	

mylodon n'y a pas encore été observé. Le même argument s'applique mieux encore aux Cervidés, qui, aujourd'hui encore, constituent deux groupements parfaitement distincts en Bolivie et en Équateur. Enfin, l'absence des Lamas et des Vigognes dans la faune puninienne n'a rien qui doive nous étonner puisque leurs représentants actuels, au moins à l'état sauvage, n'atteignent pas les Andes équatoriennes.

En résumé, rien ne s'oppose à considérer la faune puninienne comme partiellement dérivée de celle de Tarija, dont elle se distingue par un caractère à la fois plus récent et moins austral.

3) *La faune carolinienne* constitue un ensemble bien caractérisé, où l'on ne compte pas moins de 18 espèces, dont beaucoup paraissent lui être propres. Contrairement à ce qui a été dit de la précédente, on peut espérer que l'exploitation intensive des gisements connus et la découverte d'autres localités productives permettront d'augmenter considérablement cette liste.

L'ensemble a un évident caractère tropical, mais il correspond à une région relativement découverte, d'où sont exclus les hôtes habituels de la forêt vierge. Il s'agit, en outre, d'une zone assez isolée géographiquement, par sa position à l'W des Andes, ce qui suffit à expliquer l'existence d'espèces endémiques. Les affinités apparaissent surtout avec les faunes du Brésil oriental. On relève un bon nombre de genres communs, souvent représentés par des espèces voisines, qui résultent d'une différenciation spécifique réalisée de part et d'autre du continent. C'est le cas en particulier des genres et sous-genres : *Eremotherium*, *Protocyon*, *Smilodon*, *Neochoerus*, *Amerhippus* et *Palaeolama*. Les divergences sont plus profondes en ce qui concerne les Mastodontes et les représentants des genres *Chlamytherium* et *Scelidotherium*. Enfin quelques lacunes faunistiques, observées dans l'ensemble carolinien, et qui sont d'ailleurs similaires à celles qui ont été relevées dans le Puninien, s'expliquent par le fait que le gisement équatorien correspond seulement au Pléistocène supérieur ; au contraire, la faune des cavernes du Brésil paraît comprendre une série plus importante, qui remonte probablement jusqu'au Pléistocène inférieur.

On voit donc que ces premières études, pour limitées qu'elles soient, conduisent à des résultats déjà substantiels en ce qui concerne l'histoire paléontologique de l'Équateur. Mais, en outre, certaines observations ont une portée beaucoup plus générale et apportent une contribution utile à la connaissance d'ensemble des faunes néotropicales.

En premier lieu, la considération des documents équatoriens fournit des précisions nouvelles au sujet de la répartition géographique de divers groupes. Le gisement de La Carolina est particulièrement intéressant à cet égard, car il établit pour la première fois la présence de certains genres à l'W des Andes ; pour beaucoup d'entre eux, il représente la limite occidentale ou nord-occidentale de l'aire d'extension actuellement connue : c'est le cas, en particulier, de *Glossotherium s. s.*, *Scelidotherium*, *Chlamytherium*, *Protocyon* et *Palaeolama*. Des constatations analogues découlent de l'étude des faunes andines : Punín représente à la fois le point le plus septentrional et l'altitude la plus élevée atteinte par le genre *Propaopus* ; le même gisement nous révèle l'existence de Jaguars qui ont vécu au-dessus de 2.000 m de hauteur. Il est probable aussi que *Onohippidium* s'est étendu vers le N jusqu'aux Andes équatoriennes.

Dans le domaine de la biogéographie, il faut souligner tout particulièrement la mise en évidence de certains groupes liés les uns au milieu andin, les autres à la zone tropicale. C'est ainsi que l'on relève, dans les faunes puniniennes étudiées, l'existence du genre *Agalmaceros*, et celle des sous-genres *Haplomastodon s. s.* et *Oreomylodon*, qui semblent localisés dans les Andes équatoriennes. Plus intéressante encore est la considération du milieu tropical, où l'on voit *Eremotherium* et *Aleamastodon* remplacer respectivement les *Megatherium* et *Stegomastodon s. s.* des faunes australes. Il n'est pas sans intérêt d'observer à ce sujet que les deux formes tropicales

ont conservé d'évidents caractères archaïques que leur âge géologique ne suffit pas à expliquer, puisqu'elles se rencontrent l'une et l'autre dans le Pléistocène supérieur.

Enfin, l'étude des fossiles équatoriens apporte des lumières nouvelles sur l'histoire de certains groupes. Je n'en retiendrai que trois exemples.

Le genre *Palaeolama*, que des études récentes avaient fait considérer comme monotypique, a subi en réalité une importante diversification dans l'énorme aire de dispersion qu'il a occupée. On est obligé d'y reconnaître des espèces distinctes, dont certaines ont habité la zone tropicale, d'autres les couloirs andins, tandis qu'un rameau particulier s'adaptait à la vie dans la pampa. Dans le domaine andin, on observe également une différenciation spécifique en liaison avec des niveaux géologiques distincts.

Parmi les Mastodontes néotropicaux, on est conduit à opposer un groupe inadaptatif, les Cuvieroninés, et un ensemble typiquement adaptatif, les Anancinés. Ces derniers, qu'on a pu croire d'abord assez homogènes en Amérique du Sud, ont réussi, au cours de leur histoire pléistocène, à occuper les zones les plus diverses, aussi bien en altitude qu'en latitude. Cette diversité d'habitats, et les isolements qu'elle comporte, rendent compte d'une différenciation beaucoup plus importante qu'on ne le soupçonnait. Le genre *Stegomastodon* a présenté sa spécialisation la plus poussée dans les plaines australes ; au contraire, ses représentants qui ont vécu en zone tropicale ont conservé des caractères plus primitifs. Pendant ce temps, un rameau, isolé dans les Andes et sur le littoral équatoriens, a subi une différenciation singulière pour aboutir au genre *Haplo-mastodon*, auquel ses premières vertèbres cervicales confèrent une position très aberrante parmi les Proboscidiens.

Je soulignerai, enfin, les résultats concernant les *Equus* néotropicaux, qui sont clairement distincts du Cheval moderne. Divers caractères ostéologiques, et plus encore la structure particulière de leurs incisives inférieures, justifient amplement leur séparation dans un sous-genre propre, *Amerhippus*, qui s'est vraisemblablement différencié d'abord en Amérique du Nord. Ce groupe est incontestablement plus proche des Zébrins que des Anes ou des vrais Chevaux. Mais il est extrêmement curieux de noter des ressemblances inattendues avec les Faux Couaggas (*Pseudoquagga*) qui habitent actuellement l'Afrique orientale. Nous nous trouvons là devant un cas particulièrement typique de convergence homoplasique. A partir d'une souche commune, une évolution parallèle a abouti à la formation de deux rameaux éloignés dans le temps et dans l'espace, mais qui, anatomiquement, forment un ensemble parfaitement distinct de tous les autres représentants du genre *Equus*.

La portée de ces quelques résultats prend toute sa signification quand on la compare à la brièveté de l'échelle stratigraphique explorée. Ceci souligne singulièrement l'intérêt qui s'attache à la poursuite de recherches paléontologiques dans toute la zone intertropicale américaine. En effet, les lacunes de nos connaissances dans ces régions, déjà évidentes en ce qui concerne le Pléistocène, sont plus manifestes encore quand on considère l'histoire tertiaire des Mammifères néotropicaux. Or, il est certain que cette zone recèle le secret de l'origine et de l'évolution de bien des groupes, parmi lesquels on pourrait citer des Marsupiaux, des Singes, des Paresseux, des Fourmiliers, des Rongeurs, ... pour ne parler que de ceux qui ont survécu jusqu'à nos jours.

Le Brésil a livré récemment une faune éocène dont l'étude annoncée sera certainement du plus haut intérêt. En ce qui concerne plus spécialement l'Équateur, ses archives tertiaires n'ont pas encore révélé leurs secrets. Il ne faut d'ailleurs pas attendre d'importantes découvertes de cet ordre dans la zone littorale, où le Tertiaire est presque exclusivement marin. La région interandine laisse davantage d'espoir, principalement dans sa partie méridionale où affluent les

dépôts de quelques bassins lacustres. Mais c'est surtout le mystérieux domaine de l'Amazone qui est le plus prometteur. Le Tertiaire continental y est puissamment développé. Il est malheureusement recouvert presque partout par l'eau, la boue ou la forêt. Mais la découverte de gisements, pour difficile qu'elle soit, n'y est pas impossible. Elle est d'autant plus souhaitable qu'on peut s'attendre, dans ce domaine, à de véritables révélations, susceptibles de transformer profondément notre connaissance et notre compréhension des faunes sud-américaines.

Quito, Paris, 1950.

BIBLIOGRAPHIE

- ABEL, O. (1913). — Säugetiere, Paläontologie. In E. KORSCHULT, G. LINCK, F. OLTMANS, S. SCHAU, H. TH. SIMON, M. VERWORN et E. TEICHMANN : Handwörterbuch der Naturwissenschaften, vol. 8, Iena, Fischer.
- (1914). — Die vorzeitlichen Säugetiere. VII + 309 p., Iena, Fischer.
- (1919). — Die Stämme der Wirbeltiere. 914 p., 669 fig., Berlin et Leipzig, de Gruyter.
- ALLEN, G. M. (1939). — A checklist of African Mammals. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, vol. 83, p. 1-763, Cambridge (Mass.).
- (1942). — Extinct and vanishing Mammals of the Western Hemisphere. IX + 620 p., 24 fig., *Amer. Comm. Internat. Wild Life Protect., Spec. Publ.* 11, Lancaster (Pen.).
- ALLEN, J. A. (1905). — Mammalia of Southern Patagonia. *Reports Princeton Univ. Exp. to Patag.*, 1896-1899, vol. III, Part I, p. 1-210, pl. I-XXIX, Princeton et Stuttgart.
- (1915). — Notes on the American Deer of the genus *Mazama*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 34, p. 521-553. New York.
- (1916). — List of Mammals collected for the American Museum in Ecuador by William B. RICHARDSON, 1912-1913. *Ibid.*, vol. 35, p. 113-126.
- (1919). — Notes on the synonymy and nomenclature of the smaller spotted Cats of tropical America. *Ibid.*, vol. 41, p. 341-419.
- AMEGHINO, C. et L. KRAGLIEVICH (1921). — Descripción del *Megatherium Gallardoi* C. AMEGH., descubierto en el Pampeano inferior de la ciudad de Buenos Aires. *An. Mus. Nac. Hist. Nat. B. Aires*, t. 31, p. 135-156, 5 fig., La Plata.
- AMEGHINO, F. (1881). — La antigüedad del Hombre en el Plata, t. 2, p. 1-557, pl. XVII-XXV, Paris, Masson, et Buenos Aires, Igon.
- (1883). — Sobre una nueva colección de Mamíferos fósiles recogidos por el profesor Pedro SCALABRINI en las barrancas del Paraná. *Bol. Ac. Nac. Cienc. Córdoba*, t. 5, p. 55-104, Buenos Aires.
- (1885). — *Oracanthus Burmeisteri*, nuevo Edentado extinguido de la República Argentina. *Ibid.*, t. 7, p. 499-504, 1 pl.
- (1886). — *Oracanthus* y *Coelodon*, géneros distintos de una misma familia. *Ibid.*, t. 8, p. 394-398.
- (1888). — Rápidas diagnosis de algunos Mamíferos fósiles de la República Argentina, in-8°, 17 p., Buenos Aires.
- (1889). — Contribución al conocimiento de los Mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas Ac. Nac. Cienc. Córdoba*, t. 6, XXXII + 1027 p., atlas 98 pl., Buenos Aires.
- (1891 a). — Observaciones críticas sobre los caballos fósiles de la República Argentina. *Rev. Arg. Hist. Nat.*, t. 1, p. 4-17, 65-88, Buenos Aires.
- (1891 b). — Mamíferos y Aves fósiles argentinas : Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Ibid.*, t. 1, p. 240-259.
- (1894). — Sur les Ongulés fossiles de l'Argentine. Examen critique de l'ouvrage de M. R. LYDEKKER. *Rev. Jard. Zool. B. Aires*, t. 2, n° 7, p. 193-303, Buenos Aires.
- (1899). — Sinopsis geológico-paleontológica. *Segundo Censo Rep. Argent.*, t. 1, p. 111-255, Buenos Aires.
- (1900). — *Grypotherium*, nom de genre à effacer. *Com. Mus. Nac. B. Aires*, t. 1, n° 7, p. 257-260, Buenos Aires.
- (1902 a). — Cuadro sinóptico de las formaciones sedimentarias, terciarias y cretáceas de la Argentina en relación con el desarrollo y descendencia de los Mamíferos. *An. Mus. Nac. B. Aires*, t. 8, p. 1-12, Buenos Aires.

- AMEGHINO, F. (1902 b). — Notas sobre algunos Mamíferos fósiles nuevos o poco conocidos del valle de Tarija. *Ibid.*, t. 8, p. 225-261, 7 pl., 3 fig.
- (1904 a). — Nuevas especies de Mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. *An. Soc. Cient. Arg.*, t. 56, 57, 58, tiré à part, p. 1-142, Buenos Aires.
- (1904 b). — Recherches de morphologie phylogénétique sur les molaires supérieures des Ongulés (y versión española). *An. Mus. Nac. B. Aires*, t. 9, 541 p., 631 fig., Buenos Aires.
- (1907). — Sobre dos esqueletos de Mamíferos fósiles. *Ibid.*, t. 16, p. 35-43.
- (1913-1936). — Obras completas y correspondencia científica (Ed. oficial dirigida por A. J. TORCELLI). 24 vol., La Plata.
- ANONYME (1903). — Le Mastodonte du Chimborazo. *Cosmos* (n. s.), t. 48, n° 936, p. 6-9, 3 fig., Paris.
- (1928 a). — Hallazgo de un Mastodonte. *El Día*, n° 4550, Quito.
- (1928 b). — El Mastodonte encontrado : Se trata de un ejemplar raro. *Ibid.*, n° 4551.
- (1928 c). — El Mastodonte de Alangasí. El gran descubrimiento. *Ibid.*, n° 4552. Article reproduit dans *El Ecuador Comercial*, n° 57, p. 74-75 et couverture, Quito et Guayaquil, « marzo » 1928.
- (1928 d). — Más detalle sobre el hallazgo del Ilaló. *Ibid.*, n° 4555.
- (1928 e). — El valioso hallazgo paleontológico de los Chillos (avec 4 fig.). *Ibid.*, n° 4559. Un fragment reproduit avec le titre : « *Tetrabelodon* nov. spec. *Ayora-SPILLM.* », dans *El Ecuador Comercial*, n° 57, p. non numérotée, Quito et Guayaquil, « marzo » 1928.
- ANTHONY, H. E. (1922). — A new fossil Rodent from Ecuador. *Amer. Mus. Novitates*, n° 35, 4 p., 2 fig., New York.
- (1925). — Introduction in SULLIVAN (L. R.) et HELLMAN (M.) : The Punin Calvarium. *Anthrop. Pap. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 23, pt. 7, p. 313-317, New York.
- ARÁUZ, J. (1950). — Nueva historia de los Mastodontes ecuatorianos. *Bol. Inf. Cient. Nac.*, vol. 3, n°s 26-27, p. 419-425, 3 fig., Quito.
- BLAINVILLE, H. M. DUCROTAY de (1839-1864). — Ostéographie, 7 vol. texte et 7 atlas, Paris, Bertrand.
- BOAS, J. E. V. (1881). — Om en fossil Zebra-Form fra Brasiliens Campos. *Vidensk. Selsk. Skr. naturv. math. Afd.* (6. R.), I-5, p. 305-330, pl. I-II, Copenhagen.
- BORDAS, A. F. (1935). — Observaciones sobre los géneros *Scelidodon* AMEGH. y *Proscelidodon* n. g. *Physis, Rev. Soc. Arg. Cienc. Nat.*, t. 11, p. 484-491, fig. 1-6, Buenos Aires.
- (1939). — Craneometría y región auditiva de « *Chlamytherium typum* » AMEGHINO. *Ibid.*, t. 14, p. 447-460, 3 fig., 3 pl., Buenos Aires.
- BOULE, M. et A. THEVENIN (1920). — Mammifères fossiles de Tarija. Miss. scient. CRÉQUI-MONTFORT et SÉNÉCHAL de la GRANGE. VII + 256 p., 65 fig., 26 pl. Paris, Soudier.
- BOURDELLE, E. (1932 a). — Notes ostéologiques et ostéométriques sur le Cheval de Przewalski. *Bull. Mus. Nat. Hist. nat.* (sér. 2), t. 4, p. 810-821, Paris.
- (1932 b). — Notes ostéologiques et ostéométriques sur les Hémiones. *Ibid.* (sér. 2), t. 4, p. 943-954.
- (1933). — Notes ostéologiques et ostéométriques sur l'Hémippe de Syrie. *Ibid.* (sér. 2), t. 5, p. 435-442.
- (1934 a). — Notes ostéologiques et ostéométriques sur l'Onagre de l'Inde. *Ibid.* (sér. 2), t. 6, p. 15-23.
- (1934 b). — Notes anatomiques et considérations zoologiques sur les Zèbres. *C. R. 67^e Congr. Soc. Sav.*, p. 99-112, Paris.
- (1944). — Chevaux, Anes et Zèbres. *Conf. Soc. Nat. Acclim. Fr.*, p. 49-71, fig. 1-17, Paris.
- (1949). — La distribution géographique des Équidés actuels. *C. R. XIII^e Congr. Intern. Zool.* (Paris, 21-27 juillet 1948), p. 383-387.
- BOURDELLE, E. et G. BRESSOU (1937). — Équidés. In MONTANÉ, BOURDELLE et BRESSOU : Anatomie régionale des Animaux domestiques, 2^e éd., 958 p., 527 fig., Paris, Baillière.
- BRANCO, W. (1883). — Ueber eine fossile Säugethier-Fauna von Punin bei Riobamba in Ecuador. II : Beschreibung der Fauna. *Palaeont. Abh.*, Bd. 1, 2, p. 57-204 = 19-166 du tiré à part, tabl. I-XII, pl. II-XIX, Berlin.
- BROWN, B. (1903). — A new genus of Ground-Sloth from the Pleistocene of Nebraska. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 19, p. 569-583, New York.
- BURMEISTER, H. (1864-69). — Fauna Argentina. I : Mamíferos fósiles. *An. Mus. Publ. B. Aires*, t. 1, p. 87-300, pl. V-XIV, Buenos Aires.

- BURMEISTER, H. (1875). — Los caballos fósiles de la pampa Argentina (et version allemande), viii + 88 p., 8 pl., Buenos Aires, Imp. La Tribuna.
- (1879). — Description Physique de la République Argentine, t. III: Vertébrés, 1: Mammifères, vi + 555 p., et atlas, Buenos Aires, Coni.
- (1881). — Bericht über ein Skelet von *Scelidotherium leptocephalum*. *Monats. k. preuss. Ak. Wiss.*, Bd. 46, p. 374-381, 5 fig., Berlin.
- (1888). — Bericht über *Mastodon Antium*. *Sitz. k. preuss. Ak. Wiss.*, Bd. 32, p. 717-729, Berlin.
- (1889). — Los caballos fósiles de la pampa Argentina. Suplemento (et version allemande), vi + 65 p., pl. IX-XII, Buenos Aires.
- (1891 a). — Suplementos a las diferentes disertaciones publicadas anteriormente. II: Suplementos a la monografía de los caballos fósiles de la pampa Argentina. *An. Mus. Nac. B. Aires*, t. 3, p. 468-471, Buenos Aires.
- (1891 b). — Studien zur Beurtheilung der Descendenzlehre. *Arch. Anat. Physiol.*, p. 1-18, Leipzig.
- CABRERA, A. (1928). — Sobre algunos Megaterios pliocenos. *Rev. Mus. La Plata*, t. 31, p. 339-352, 2 pl., 1 fig., Buenos Aires.
- (1929 a). — Sobre los ciervos fósiles sudamericanos llamados « *Paraceros* » y « *Morenelaphus* ». *Mem. Real Ac. Española Hist. Nat.*, t. 15, p. 53-64, 3 fig., Madrid.
- (1929 b). — Una revisión de los Mastodontes Argentinos. *Rev. Mus. La Plata*, t. 32, p. 61-144, 35 fig., 2 pl., Buenos Aires.
- (1929 c). — Sobre la estructura de la mano y del pie en el Megaterio. *An. Soc. Cient. Arg.*, t. 107, p. 425-443, 9 fig., Buenos Aires.
- (1929 d). — Notas sobre los pumas de la América Austral. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, t. 33, p. 312-320, pl. XIX, Santiago du Chili.
- (1931 a). — Craneología comparada del Caballo criollo. *Rev. Fac. Agr. Veter.*, t. 7, n° 2, p. 287-327, 13 fig., Buenos Aires.
- (1931 b). — Sobre los Camélidos fósiles y actuales de la América Austral. *Rev. Mus. La Plata*, t. 33, p. 89-117, 4 fig., Buenos Aires.
- (1932). — Sinopsis de los Cánidos argentinos. *Rev. Cent. Ing. Agron.*, n° 145, p. 489-501, Buenos Aires.
- (1933). — Los Yaguares vivientes y extinguidos de la América austral. *Notas prel. Mus. La Plata*, t. 2, p. 9-39, pl. I-XI, Buenos Aires.
- (1935). — Sobre la osteología de *Palaeolama*. *An. Mus. Arg. Cienc. Nat. « Bernardino Rivadavia »*, t. 38 (Paleont. Vert. Publ. 66), p. 283-312, 3 pl., 3 fig., Buenos Aires.
- (1936). — Las especies del género « *Glossotherium* ». *Notas Mus. La Plata* (n. s.), t. 1, Paleont., n° 5, p. 193-206, Buenos Aires.
- (1939). — Sobre Vertebrados fósiles del Plioceno de Adolfo Alsina. *Rev. Mus. La Plata* (n. s.), t. 2, Paleont., n° 6, p. 3-35, fig. 1-24, La Plata.
- (1941). — Cranial and dental characters of some South American Cervidae. *Pap. Mammal., Zool. Ser., Field Mus. Nat. Hist.*, vol. 27, p. 125-135, 10 fig., Chicago.
- (1943). — Sobre la sistemática del venado y su variación individual y geográfica. *Rev. Mus. La Plata* (n. s.), t. 3, Zool., p. 5-41, 7 fig., 1 pl., La Plata.
- CABRERA, A. et J. YEPES (1940). — Mamíferos sudamericanos: vida, costumbres y descripción. *Hist. Nat. Ediar.* 370 p., 78 pl., Buenos Aires.
- CAMP, C. L., S. P. WELLES et M. GREEN (1949). — Bibliography of fossil Vertebrates 1939-1943. *Geol. Soc. Amer., mem.* 37, 371 p., New York.
- CARDOSO, A. (1912). — Antigüedad del Caballo en La Plata. *An. Mus. Nac. B. Aires*, t. 22, p. 372-439, Buenos Aires.
- CARETTE, E. (1918). — Los Proboscídeos fósiles argentinos. Nota preliminar. 1ª Reunión Nac. Soc. Arg. Cienc. Nat. Tucumán 1916, p. 166-180, pl. XI-XII.
- (1922). — Cérvidos actuales y fósiles de Sud América. Revisión de las formas extinguidas pampeanas. *Rev. Mus. La Plata*, t. 26, p. 393-472, 2 pl., 7 fig., Buenos Aires.
- CASTELLANOS, A. (1924). — Ciervos vivientes y extinguidos de la República Argentina (nota preliminar). *Rev. Univ. Nac. Córdoba*, t. 11, p. 111-134, pl. I-III, Córdoba.
- (1927). — Breves notas sobre los Clamidoterios. *Publ. Centro Est. Ing. Rosario*, 8 p., 5 fig. Rosario (Argentine).

- CASTELLANOS, A. (1937). — Anotaciones sobre la línea filogenética de los Clamiterios. *Publ. Fac. Cienc. Univ. Nac. Litoral, Ser. Tecn.-Cient.*, n° 8, p. 1-35, fig. 1-16, Santa Fe (Argentine).
- (1940). — Nótula sobre Ciervos de la Argentina y del Uruguay. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, t. 44, p. 157-172, pl. XVI y XVII, Santiago du Chili.
- (1943). — Antigüedad Geológica del Yacimiento de los Restos Humanos de la « Gruta de Candonga » (Córdoba). *Publ. Inst. Fisiogr. Geol.*, t. 14, p. 1-109, fig. 1-66, Rosario (Argentine).
- (1946). — Una nueva especie de Clamiterio *Vassallia. Maxima* n. sp. *Ibid.*, t. 26, p. 1-47, fig. 1-24.
- CHAUVEAU, A., S. ARLOING et F.-X. LESBRE (1903-1905). — *Traité d'Anatomie comparée des Animaux domestiques* (5^e éd.), t. I (1903), 684 p., 366 fig., t. II (1905), 744 p., 379 fig., Paris, Baillière.
- CLAVERY, E. (1925). — A propos de la découverte d'ossements de *Mylodon* à Cotocollao (Équateur). *La Nature*, n° 2689, p. 244-245, Paris.
- COLBERT, E. H. (1942). — The geologic succession of the *Proboscidea*. In OSBORN (H. F.): *The Proboscidea*, II, ch. XXII, p. 1421-1521, fig. 1220-1224, New York.
- COPE, E. D. (1884). — The extinct Mammalia of the Valley of Mexico. *Proc. Amer. Phil. Soc.*, vol. 22, p. 1-21, Philadelphie.
- (1889). — The *Proboscidea*. *Amer. Naturalist*, vol. 23, n° 268, p. 191-211, pl. IX-XVI, Philadelphie.
- COSTALES SAMANIEGO, A. (1950). — *Masthodon Chimborazi* PROAÑO. *Bol. Inf. Cient. Nac.*, vol. 3, n° 35, p. 372-375, Quito.
- CUERVO MARQUEZ, L. (1938). — Especies extinguidas. Hallazgos fósiles en la sabana de Bogotá. *Rev. Ac. Colomb. Cienc. Exact., Fis. y Nat.*, t. 2, n° 5, p. 38-42, 22 fig., Bogotá.
- CUVIER, G. (1806). — Sur différentes dents du genre des Mastodontes, mais d'espèces moindres que celle de l'Ohio, trouvées en plusieurs lieux des deux continents. *Ann. Mus. Hist. Nat.*, vol. 8, p. 401-424, pl. I-IV, Paris.
- (1821-24). — *Recherches sur les Ossements fossiles...* nouv. éd., 5 t. en 7 vol., Paris, Dufour et d'Ocagne.
- DESMAREST, A. G. (1818). — Mastodonte. In *Nouveau Dictionnaire d'Histoire Naturelle*, vol. 19, p. 439-447, Paris, Lanoe.
- (1822). — *Mammalogie, ou Description des Espèces de Mammifères, 1820-22*, part. 2, 1822, p. VIII + 277-530, Paris, Agasse.
- EATON, G. F. (1914). — Vertebrate fossils from Ayusbamba, Peru. *Amer. Journ. Sc.* (ser. 4), vol. 37, p. 141-154, fig. 1-7, pl. V-VII, New Haven.
- ELLENBERGER W. et H. BAUM (1921). — *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere*. 15. Aufl., 1.086 p., 1.228 fig., Berlin.
- ELLERMAN, J. R. (1940). — The Families and Genera of living Rodents. Vol. I : Rodents other than Muridae. xxvi + 689 p., 189 fig., Londres, Brit. Mus.
- ETZOLD, F. (1907). — Säugetierreste aus den pleistozänen Tuffen von Punin, Ecuador. In H. MEYER, 1907, p. 528-538, fig. 118-119, pl. 37, Berlin.
- FALCONER, H. (1868). — On the Fossil Species of Elephant and Mastodon found in the Sewalik Hills. In *Paleontological Memoirs and Notes*, I, art. 3, p. 43-129, pl. 4-10, Londres.
- FISCHER de WALDHEIM, G. (1814). — *Zoognosia. Tabulis synopticis illustrata*, t. III, xxiv + 732 p., Moscou.
- FRICK, Ch. (1933). — New Remains of Trilophodont-Tetrabelodont Mastodons. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 59, art. 9, p. 505-652, 38 fig., New York.
- (1937). — Horned Ruminants of North America, p. 1-669, 68 fig., 17 tabl., New York.
- FUENZALIDA VILLEGAS, H. (1936). — Los Caballos fósiles encontrados en Chacabuco y otros con los cuales se relacionan. *Bol. Mus. Nac.*, t. 15, p. 47-62, 4 fig., 2 pl., Santiago du Chili.
- GAUDRY, A. (1878). — Les enchaînements du Monde animal dans les temps géologiques, Mammifères tertiaires, 293 p., 312 fig., Paris.
- GAY, Cl. (1847). — *Historia física y política de Chile. Zoología*, vol. I : Mamíferos, p. 19-182, Paris.
- GERVAIS, H. et F. AMEGHINO (1880). — Les Mammifères fossiles de l'Amérique du Sud (y versión española), xi + 225 p., Paris et Buenos Aires.
- GERVAIS, P. (1855). — Recherches sur les Mammifères de l'Amérique méridionale. In : *Zoologie de l'Expédition de Castelnau*, in-4°, p. 1-63, pl. 4-13, Paris, P. Bertrand.
- (1867-69). — *Zoologie et Paléontologie générales* (1^{re} série), p. 1-263, pl. I-L, Paris, A. Bertrand.

- GERVAIS, P. (1873). — Mémoire sur plusieurs espèces de Mammifères fossiles propres à l'Amérique méridionale. *Mém. Soc. Géol. France* (sér. 2), t. 9, n° 5, 44 p., pl. 21-29, Paris.
- (1874). — *Lestodon trigonidens* et *Valgipes deformis*. *Journ. Zool.*, t. 3, p. 161-164, pl. V, Paris.
- GIEBEL, C. G. A. (1855). — Die Säugethiere in zoologischer, anatomischer und palaeontologischer Beziehung umfassend dargestellt. XII + 1.108 p., Leipzig, A. Abel.
- GOLDMAN, E. A. (1946). — Classification of the Races of the Puma. In : The Puma, Mysterious American Cat, p. 177-358, pl. 46-93, Washington.
- HAY, O. P. (1902). — Bibliography and Catalogue of the fossil Vertebrata of North America. *Bull. U. S. Geol. Survey*, n° 179, 868 p., Washington.
- (1922). — Further observations on some extinct Elephants. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, vol. 35, p. 97-102, Washington.
- (1923 a). — South Carolina Pleistocene Geology and Vertebrates fossils. (*Hydrochoerus pinckneyi*, p. 364-365, fig. 18). *Carnegie Inst., Publ.* 322, Washington.
- (1923 b). — Characteristics of sundry fossil Vertebrates. *Pan-Amer. Geol.*, vol. 39, p. 101-114, 5 fig., 2 pl., Des Moines.
- (1926). — A Collection of pleistocene Vertebrates from Southwestern Texas. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, vol. 68, art. 24, p. 1-18, Washington.
- (1929-1930). — Second Bibliography and Catalogue of the Fossil Vertebrates of North America. *Carnegie Inst., Publ.* 390, 2 vol., Washington.
- HOFFSTETTER, R. (1948 a). — Sobre la presencia de un Camélido en el Pleistoceno superior de la Costa ecuatoriana. *Bol. Inf. Cient. Nac.*, vol. 2, n° 5, p. 23-25, Quito.
- (1948 b). — Nota preliminar sobre los *Edentata Xenarthra* del Pleistoceno Ecuatoriano. I : *Dasypodidae* y *Megatheriidae*. *Ibid.*, vol. 2, n°s 6-7, p. 20-33, 1 fig., 3 pl.
- (1948 c). — Nota preliminar sobre los *Edentata Xenarthra* del Pleistoceno Ecuatoriano. II : *Mylodontidae*. *Ibid.*, vol. 2, n°s 8-9, p. 19-42, pl. I-VIII.
- (1948 d). — Notas sobre el Cuaternario de la Península de Santa Elena. I : Generalidades sobre la Estratigrafía y Morfología. *Ibid.*, vol. 2, n° 11-12, p. 19-44, 7 fig.
- (1949 a). — Nuevas observaciones sobre los *Edentata* del Pleistoceno superior de la Sierra ecuatoriana. *Ibid.*, vol. 3, n°s 20-21, p. 67-99, fig. 1-9.
- (1949 b). — Sobre los *Megatheriidae* del Pleistoceno del Ecuador. *Schaubia* gen. nov. *Ibid.*, vol. 3, n° 25, suppl., p. 1-45, fig. 1-10.
- (1949 c). — Les Félin du Pléistocène de l'Équateur. I : Faune actuelle et Méthodes de comparaison. *Trav. Inst. franç. Ét. andines*, t. 1, p. 3-52, fig. 1-12, Paris et Lima.
- (1950 a). — Algunas observaciones sobre los Caballos fósiles de la América del Sur. *Amerhippus* gen. nov. *Bol. Inf. Cient. Nac.*, vol. 3, n°s 26-27, p. 426-454, fig. 1-4, Quito.
- (1950 b). — Observaciones sobre los Mastodontes de Sud América y especialmente del Ecuador. *Haplomastodon*, subgen. nov. de *Stegomastodon*. *Publ. Esc. Polit. Nac.*, año 1950, n° 1, p. 1-49, fig. 1-6, Quito.
- (1950 c). — La structure des incisives inférieures chez les Équidés modernes. Importance dans la classification des Zébres-Couaggas. *Bull. Mus. Hist. Nat.* (série 2), t. 22, n° 6, p. 684-692, Paris.
- (1950 d). — Rectification de nomenclature : *Schaubitherium* nom. nov. pour *Schaubia* Hoffst. 1949. *C. R. somm. S. G. F.*, p. 234-235, Paris.
- I RAGLIEVICH, L. (1921 a). — Estudios sobre los « *Mylodontinae* ». Descripción comparativa del género « *Pleurolestodon* » *Rev. An. Mus. Nac. Hist. Nat. Buenos Aires*, t. 31, p. 95-118, La Plata.
- (1921 b). — Estudios sobre los « *Mylodontinae* ». Descripción del cráneo y mandíbula del *Pseudolestodon myloides Gallenii* n. subsp. *Ibid.*, t. 31, p. 119-134, 3 pl.
- (1922). — Estudios sobre los « *Mylodontinae* ». Análisis comparado de los valores craneométricos de los Milodontinos de Norte y Sud América. *Ibid.*, t. 31, p. 457-464, 1 tabl.
- (1923). — Descripción comparada de los cráneos de « *Scelidodon Rothi* » AMEGHINO y « *Scelidotherium Parodii* » n. sp. procedentes del horizonte « chapadmalense ». *An. Mus. Nac. Hist. Nat. Rivadavia*, t. 33, p. 57-103, pl. I-II, Buenos Aires.
- (1925 a). — Cuatro nuevos Gravígrados de la fauna araucana chapadmalense. *Ibid.*, t. 33, p. 215-235, pl. 1-9.
- (1925 b). — *Paramegatherium Nazarrei*, nuevo Megateridio gigantesco descubierto en el territorio del Neuquen. *Ibid.*, t. 33, p. 237-254, pl. 1-3.

- KRAGLIEVICH, L. (1926). — Notas sobre Gravígrados de Sud América. *Ibid.*, t. 34, p. 21-36, 7 fig.
- (1928 a). — Contribución al conocimiento de los grandes Cánidos extinguidos de Sud América. *An. Soc. Cient. Argentina*, t. 106, p. 25-66, 9 pl., Buenos Aires.
- (1928 b). — « *Myloodon Darwini* » OWEN es la especie genotipo de « *Myloodon* » OWEN. Rectificación de la nomenclatura genérica de los Milodontes. *Physis*, t. 9, n° 33, p. 169-185, 2 pl., 1 fig., Buenos Aires.
- (1930 a). — Craneometría y Clasificación de los Cánidos Sudamericanos. Especialmente los argentinos actuales y fósiles. *Ibid.*, t. 10, p. 35-73, 7 pl., 12 fig.
- (1930 b). — La formación Friaseana del río Frías, río Fénix, Laguna Blanca, etc. y su fauna de Mamíferos. *Ibid.*, t. 10, p. 127-161, 1 pl., 6 fig.
- (1930 c). — Diagnosis osteológico-dentaria de los géneros vivientes de la subfamilia « *Caviinae* ». *An. Mus. Nac. Hist. Nat.*, t. 36, p. 59-96, Buenos Aires.
- (1930 d). — Los más grandes Carpinchos actuales y fósiles de la subfamilia « *Hydrochoerinae* ». *An. Soc. Cient. Argentina*, t. 110, p. 233-250, fig. 1-3, et p. 340-358, pl. I-IX, Buenos Aires.
- (1931). — *Megatherium Lundi Seijoi*, nueva subespecie pleistocena del Uruguay. *Rev. Soc. Amig. Arg.*, t. 5, Montevideo.
- (1934 a). — La antigüedad pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal. *El Siglo Ilustrado*, n° 938, 136 p., Montevideo.
- (1934 b). — Contribución al conocimiento de *Myloodon Darwini* OWEN y especies afines. *Rev. Mus. La Plata*, t. 34, p. 255-292, 7 pl., Buenos Aires.
- (1940 a) (ouvr. posthume). — Monografía del gran Carpincho corredor plioceno *Protohydrochoerus* ROY. y formas afines. *Obras Geol. Paleont.* t. 3, art. 82, p. 487-556, 13 fig., La Plata.
- (1940 b) (*Id.*). — Los Megaterios miocenos y pliocenos de la Argentina. *Ibid.*, t. 3, art. 86-1, p. 669-689.
- (1940 c) (*Id.*). — Sobre el género *Promegatherium* AMEGHINO. *Ibid.*, t. 3, art. 86-2, p. 691-712.
- (1940 d). — Obras de Geología y Paleontología. Recopilación por A. J. TORCELLI y C. A. MARELLI, 3 vol., La Plata, Imp. ofic.
- KRAGLIEVICH, L. et A. C. BERRO (1932). — Contribución al conocimiento de los Ciervos fósiles del Uruguay. *An. Mus. Hist. Nat. Montevideo* (sér. 2), t. 3, p. 355-439, 10 fig., pl. LX-LXVII, Montevideo.
- KRAGLIEVICH, L. et L. J. PARODI (1929). — Morfología normal y variaciones en los molares del Carpincho (*Hydrochoerus hydrochoeris*). *Physis*, t. 9, n° 34, p. 454-455, Buenos Aires.
- (1940). — Morfología normal y morfogénesis de los molares del Carpincho y caracteres filogenéticos de este grupo de Roedores. *Obras Geol. y Pal.* Lucas KRAGLIEVICH, t. 3, art. 81, p. 439-484, 7 fig. dont 4 hors-texte, La Plata.
- KRAGLIEVICH, L. J. (1946). — Sobre Camélidos Chapadmalenses. *Notas Mus. La Plata*, t. 11, *Paleont.*, n° 93, p. 317-328, 6 fig., pl. I-III, La Plata.
- (1947). — Sobre el tipo de « *Smilodon crucians* » AMEGH. *Com. Mus. Arg. Cienc. Nat.* « Bernardino Rivadavia », Ser. Cienc. Zool., n° 3, 6 p., 1 fig., Buenos Aires.
- (1948). — *Smilodontidion Riggii* n. gen. n. sp. : un nuevo y pequeño Esmilodonte en la fauna pliocena de Chapadmalal. *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat.* « Bernardino Rivadavia », Ser. Cienc. Zool., t. 1, n° 1, p. 1-44, pl. I-IV, 5 tabl., Buenos Aires.
- KRAGLIEVICH, L. J. et O. A. REIG (1945). — Un nuevo Roedor extinguido de la subfamilia *Hydrochoerinae*. *Notas Museo La Plata*, t. 10, *Paleont.*, n° 85, p. 265-276, fig. 1-3, La Plata.
- KÜHLHORN, F. (1938). — Beitrag zur Systematik der südamerikanischen Caniden. *Arch. Naturgesch.* (N. F.), Bd. 7, H. 1, p. 29-45, 5 fig., Berlin.
- LAURILLARD, Ch. L. (1846). — Mastodonte. In *Dictionnaire Universel d'Histoire Naturelle de Ch. d'ORBIGNY*, t. 8, p. 27-32, Paris, Renard et Martinet.
- LEIDY, J. (1855). — A memoir on the extinct Sloth tribe of North America. *Smithsonian Contr. Knowledge*, vol. 7, p. 1-68, pl. I-XVI, Washington.
- (1869). — On the extinct mammalian fauna of Dakota and Nebraska. *Journ. Ac. Nat. Sc. Philadelphia* (sér. 2), vol. 9, p. 23-472, pl. I-XXX, Philadelphie.
- LESBRE, F.-X. (1900). — Recherches anatomiques sur les Camélidés. *Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, vol. 8, p. 1-195, fig. 1-116, Lyon.
- (1930). — Précis de l'extérieur du Cheval et des principaux Mammifères domestiques. 3^e éd., 631 p., 363 fig., Paris, Vigot.

- LESSON, R. P. (1842). — Nouveau tableau du Règne animal. Mammifères. 204 p., Paris, Bertrand.
- LIAIS, E. (1872). — Climats, Géologie et Géographie botanique du Brésil. VIII + 640 p., Paris, Garnier.
- LIENDO, M. (1946). — Algunas consideraciones sobre los Mastodontes de Tarija. *Mus. Nac. Tihuanacu, Paleont.*, 15 p., 3 fig., La Paz.
- LINNAEUS, C. (1758). — *Systema naturae*... Ed. 10^a, vol. I, 824 p., Stockholm, Salvius.
- LÖNNBERG, E. (1913 a). — Mammals from Ecuador and related forms. *Ark. Zool.*, Bd. 8, n° 16, p. 1-36, 1 fig., 1 pl., Upsala et Stockholm.
- (1913 b). — Notes on guanacos. *Ibid.*, Bd. 8, n° 19, p. 1-8, fig. 1-4.
- (1922). — A third contribution to the Mammalogy of Ecuador. *Ibid.*, Bd. 14, n° 20, p. 1-23, 3 fig.
- LÓPEZ ARANGUREN, D. J. (1930). — Camélidos fósiles argentinos. *An. Soc. Cient. Arg.*, t. 109, p. 15-35, fig. 1-9; p. 97-126, fig. 10-22, Buenos Aires.
- LULL, R. S. (1908). — The Evolution of the Elephant. *Amer. Journ. Sc.* (sér. 4), vol. 25, p. 169-212, New Haven (Conn.).
- LUND, P. W. (1837 a). — Om Huler i Kalksteen i det Indre af Brasilien, der Tildeels Indeholde Fossile Knokler. Første Afhandling : Lappa Nova de Maquiné. *Kong. Danske Vidensk. Selsk. Naturv. Math. Afh.*, vol. 6, p. 207-248, pl. I-II, Copenhagen.
- (1837 b). — *Id.* Ander Afhandling : Lappa de Cerca Grande. *Ibid.*, vol. 6, p. 307-332, pl. I-III.
- (1839 a). — Coup d'œil sur les espèces éteintes de Mammifères du Brésil. Extrait de quelques mémoires présentés à l'Académie royale des Sciences de Copenhagen. *Annales Sc. Nat.* (sér. 2), t. 11, *Zoologie*, p. 214-234, Paris.
- (1839 b). — Nouvelles observations sur la Faune fossile du Brésil, extraites d'une lettre adressée aux rédacteurs par M. LUND. *Ibid.*, (sér. 2), t. 12, *Zoologie*, p. 205-208.
- (1840). — Nouvelles Recherches sur la Faune fossile du Brésil. *Ibid.* (sér. 2), t. 13, *Zoologie*, p. 310-319.
- (1841 a). — Blik paa Brasiliens Dyreverden för Jordomvæltning. *Kong. Danske Vidensk. Selsk. Naturvid. Math. Afhandl.*, vol. 8 : 1. Afh. : Indledning (14-II-1837), p. 27-68. — 2. Afh. : Pattedyrene (16-XI-1837), p. 61-144. — 3. Afh. : Fortsættelse af Pattedyrene (12-IX-1838), p. 217-272 avec 24 pl., Copenhagen (publ. en 1838-1839, d'ap. H. WINGE).
- (1841 b). — Tillæg til de to sidste Afhandlinger, over Brasiliens Dyreverden för sidste Jordomvæltning (7-IV-1839). *Ibid.*, vol. 8, p. 273-296, pl. 25-27.
- (1842 a). — Fortsatte Bemærkninger over Brasiliens uddøde Dyrskabning (27-III-1840). *Ibid.*, vol. 9, p. 121-136.
- (1842 b). — Blik paa Brasiliens Dyreverden för sidste Jordomvæltning. 4. Afh. : Fortsættelse af Pattedyrene (30-I-1841). *Ibid.*, vol. 9, p. 137-208, pl. 28-38.
- (1845). — Blik paa Brasiliens Dyreverden för sidste Jordomvæltning. 5. Afh. : Fortsættelse af Pattedyrene, om de nulevende og uddøde Arter af Rovdyrenes Familie. 1. Hundegruppen (4-X-1841). *Ibid.*, vol. 11, p. 1-82, pl. 40-46 (publ. en 1843 d'ap. H. WINGE).
- (1846). — Meddelelse af det Udbytte de i 1844 undersøgte Knoglehuler have afgivet til Kundskaben om Brasiliens Dyreverden för sidste Jordomvæltning (22-XI-1844). *Ibid.*, vol. 12, p. 57-94, pl. 47-56.
- (1935). — *Memorias Científicas*. Trad. L. DAMASIO, 286 p. Bibl. Mineira de Cultura, Bello Horizonte.
- LYDEKKER, R. (1885-87). — Catalogue of the fossil Mammalia in the British Museum (Nat. Hist.), part. I-V, (I, 1885, 268 p., 33 fig.; II, 1885, 324 p., 39 fig.; III, 1886, 186 p., 30 fig.; IV, 1886, 235 p., 32 fig.; V, 1887, 345 p. 55 fig.), Londres.
- (1886). — Description of three Species of *Scelidotherium*. *Proc. Zool. Soc.*, p. 491-498, pl. XLVI-XLIX, Londres.
- (1893). — Contribution to a knowledge of the fossil Vertebrates of Argentina. I. 3 : A study of extinct Argentine Ungulates (y versión española). *An. Mus. La Plata, Paleontología Argentina*, t. 2, n° 3, 91 p., 32 pl., La Plata.
- (1894). — *Id.* II. 2 : The extinct Edentates of Argentina (y versión española). *Ibid.*, t. 3, n° 2, p. 1-118, pl. 1-61.
- (1898). — The Deer of all Lands, a history of the family *Cervidae*, living and extinct, in-4°, p. 1-329, 180 fig., Londres, R. Ward.

- LYDEKKER, R. (1915). — Catalogue of the Ungulate Mammals in the British Museum (Natural History), vol. IV. *Artiodactyla*, p. 1-438, fig. 1-56, Londres.
- MATTHEW, W. D. (1908). — Osteology of *Blastomeryx* and phylogeny of the American *Cervidae*. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, vol. 24, p. 535-562, 13 fig., New York.
- (1910). — The phylogeny of the *Felidae*. *Ibid.*, vol. 28, p. 289-316.
- MÉNDEZ-ALZOLA, R. (1941). — El *Smilodon bonaërensis* (MUÑIZ). *An. Mus. Arg. Cienc. Nat. Rivadavia*, t. 40, p. 135-252, pl. I-XV, 51 tabl. (Publ. 67, Paleont. Vert.), Buenos Aires.
- MENDONÇA, Boúrguy de (1934). — O *Megatherium* do Museu Nacional. *Bol. Mus. Nac.*, t. 10, p. 95-98, 1 fig., Rio de Janeiro.
- MERCERAT, A. (1891). — Caracteres diagnósticos de algunas especies de *Creodonta* conservadas en el Museo de La Plata. *Rev. Mus. La Plata*, t. 2, p. 55, La Plata.
- MERRIAM, C. H. (1901). — Preliminary revision of the Pumas (*Felis concolor* group). *Proc. Wash. Ac. Sc.*, vol. 3, p. 577-600, Washington.
- MERRIAM, J. C. (1913). — Preliminary Report of the Horse of Rancho La Brea. *Univ. Calif. Publ. Bull. Dep. Geol.*, vol. 7, n° 21, p. 397-418, 14 fig., Berkeley (Calif.).
- MERRIAM, J. C. et CH. STOCK (1932). — The *Felidae* of Rancho La Brea. *Carnegie Inst. Washington, Publ.* 422, 232 p., 114 tab., 42 pl., 152 fig., Washington.
- MEYER, H. (1907). — In den Hoch-Anden von Ecuador : Chimborazo, Cotopaxi, etc... Reisen und Studien, 552 p., 3 cartes, 119 fig. en 37 pl., Berlin, D. Reimer.
- MIRANDA RIBEIRO, A. (1919). — Os veados do Brasil segundo as collecções Rondon e de varios museus nacionais e estrangeiros. *Rev. Mus. Paulista*, t. 11, p. 213-307, 25 pl., 1 carte, São Paulo.
- MORENO, F. (1891). — *Onohippidium Muñizi*. *Rev. Mus. La Plata*, t. 2, p. 65-71, La Plata.
- MORENO, F. P. et A. MERCERAT (1891). — Exploración arqueológica de la Provincia de Catamarca, Paleontología. *Ibid.*, t. 1, p. 222-234.
- NELSON, E. W. et E. A. GOLDMAN (1929). — List of the Pumas, with three described as new. *Journ. Mamm.*, vol. 10, p. 345-350, Baltimore.
- (1933). — Revision of the Jaguars. *Ibid.*, vol. 14, p. 221-240.
- NORDENSKIÖLD, E. (1903). — Ueber die Säugetierfossilien des Tarijats, Südamerika. I : *Mastodon Andium* Cuv. *K. Svenska Vetensk. Ak. Handl.*, Bd. 37, p. 1-30, pl. I-VI, Stockholm.
- (1908). — Ein neuer Fundort für Säugetierfossilien in Peru. *Ark. Zool.*, Bd. 4, n° 11, p. 1-22, 7 fig., 2 pl., Upsala et Stockholm.
- OLIVEIRA, A. I. de, et O. H. LEONARDOS (1943). — Geología do Brasil, 2ª ed., xxvi + 813 p., 202 fig., pl. et cartes. Serv. Inform. agric., Minist. Agric., Rio de Janeiro.
- OLIVER SCHNEIDER, C. (1926). — Lista preliminar de los Mamíferos fósiles de Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, t. 30, p. 144-156, Santiago du Chili.
- (1934). — Los hallazgos de restos de caballos fósiles de Chile. *Rev. Univ. Santiago*, t. 19, p. 541-553, 2 fig., Santiago du Chili.
- ORBIGNY, A. d' (1842). — Voyage dans l'Amérique méridionale. III, 4 : Paléontologie, p. 1-188, pl. 1-22. Paris, P. Bertrand.
- OSBORN, H. F. (1912). — Craniometry of the Equidae. *Mem. Amer. Mus. Nat. Hist.* (n. s.), vol. 1, part. III, p. 55-100, 17 fig., New York.
- (1918). — *Equidae* of the Oligocene, Miocene, and Pliocene of North America, iconographic type revision. *Ibid.* (n. s.), vol. 2, part. 1, 217 p., 173 fig., 54 pl.
- (1923). — New Subfamily, Generic and Specific Stages in the Evolution of the *Proboscidea*. *Amer. Mus. Novit.*, n° 99, 4 p., New York.
- (1926). — Additional New Genera and Species of the Mastodontoid *Proboscidea*. *Ibid.*, n° 238, 16 p., 12 fig.
- (1936). — *Proboscidea*. I : *Moeritherioidea*, *Deinotherioidea*, *Mastodontoidea*, xl + 802 p., 680 fig., New York, Amer. Mus.
- OSGOOD, W. H. (1934). — The genera and subgenera of South American Canids. *Journ. Mammal.*, vol. 15, p. 45-50, Baltimore.
- OWEN, R. (1840). — The zoology of the voyage of H. M. S. Beagle, Part. I : Fossil *Mammalia*, p. 1-112, pl. I-XXXII, Londres, Smith.
- (1842). — Description of the skeleton of an extinct gigantic sloth, *Myiodon robustus* OWEN. 1 vol. in-4°, p. 1-176, 24 pl., Londres, Taylor.

- OWEN, R. (1844). — Descriptive Catalogue of the fossil organic Remains in the Collection of the College of Surgeons, t. I, Londres.
- (1857). — On the Scelidotherium (*Scelidotherium leptocephalum* OWEN). *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, vol. 147, p. 101-110, pl. VIII-IX, Londres.
- (1860). — Memoir on the *Megatherium* or giant Ground-Sloth of America, p. 1-84, pl. I-XXVII, Londres, Taylor et Francis.
- (1869). — On fossil Remains of Equines from Central and South America referable to *Equus conversidens* OW., *Equus tau* OW. and *Equus arcidens* OW. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, vol. 159, p. 559-573, pl. LXI-LXII, Londres.
- PARODI, L. J. (1930). — Sobre nuevos restos de Mamíferos de la fauna pampeana en Patagonia, *Physis*, t. 10, p. 21-34, 5 pl., 1 fig., Buenos Aires.
- PARODI, R. (1930). — Contribución a la Osteología de los grandes Felinos vivientes de la Argentina. *Ibid.*, t. 10, p. 74-84, 2 fig., 2 pl.
- PATTERSON, B. (1949). — On the Vertebrate Fossils from Honduras. In STIRTON, R. A. et W. K. GEALEY, 1949, p. 1746, 1749-1750.
- PAULA COUTO, C. de (1946). — Atualização da nomenclatura genérica e específica usada por Herluf WINGE, em « E Museo Lundii ». *Estud. Brasil. Geol.*, Ano I, vol. 1, fasc. 3, p. 59-80, Rio de Janeiro.
- (1949). — Mamíferos fósseis do Brasil (*Edentata*). *Rev. Inst. hist. geog. Rio Grande do Sul*, nos 109-112, p. 213-239, 16 fig., Porto Alegre.
- PAULI, S. (1899-1900). — Ueber die Pneumaticität des Schädels bei den Säugethieren. *Morph. Jahrb.*, Bd. 28, p. 147-251, 483-564, pl. 7-14, 27-29, Leipzig.
- PETIT, M. (1937). — Recherches sur l'Ostéologie de la tête des Équidés. *Rev. Méd. Vétér.*, 1937, tiré à part, 44 p., 13 fig., Toulouse.
- PHILIPPI, R. A. (1892). — El guemul de Chile. *An. Mus. Nac. Chile, Zoología*, 7 p., 1 pl., Santiago du Chili.
- (1893 a). — Vorläufige Nachricht über fossile Säugethierknochen von Ulloma, Bolivia. *Zeitschr. deutsch. geol. Ges.*, Bd. 45, p. 87-96, fig. 1-9, Berlin.
- (1893 b). — Noticias preliminares sobre huesos fósiles de Ulloma. *An. Univ. Chile*, t. 82, p. 499-506, pl. I-III, Santiago du Chili.
- (1894). — *Cervus antisensis, chilensis, brachyceros*. *An. Mus. Nac. Chile, Zoología*, 16 p., 4 pl. Santiago du Chili.
- POCHE, F. (1904). — Richtigstellung einiger Gattungsnamen unter den Säugern. *Zool. Ann.*, Bd. 1, H. 1, p. 47-49, Würzburg.
- POCOCK, R. I. (1917). — The classification of the existing *Felidae*. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (série 8), vol. 20, p. 329-350, Londres.
- (1939). — The races of Jaguar (*Panthera onca*). *Novit. Zoologicae Tring Mus.*, vol. 41, p. 406-422, fig. 306-310, Londres et Aylesbury.
- POHLIG, H. (1912). — Sur une vieille mandibule de *Tetracaulodon ohioiticum* BLUM., avec défense *in situ*. *Bull. Soc. belge Géol.*, vol. 26, p. 187-193, Bruxelles.
- POMPECKJ, J. F. (1905). — Mastodon-Reste aus dem interandinen Hochland von Bolivia. *Palaeontographica*, Bd. 52, p. 17-56, pl. III-IV, Stuttgart.
- PROAÑO, J. F. (1894). — Mastodonte del Chimborazo in *Memorias del Liceo Chimborazo*, 1894, Riobamba (Ecuador).
- (1915). — Apéndice a la Memoria de cincuenta años de la Diócesis de Riobamba, p. 16-19, Riobamba (Ecuador).
- (1922). — La Virgen del Dios Chimborazo, Tradiciones Puruhaes, p. 1-23 et 2 feuilles non paginées. Impr. de « El Observador », Riobamba (Ecuador).
- RAFINESQUE-SCHMALTZ, C. S. (1814). — Compendio della Ricerche del Sig. CUVIER sopra i Quadrupedi Pachidermi fossili. *Specchio Sc.*, t. 2, n° 12, p. 182-183, Palerme.
- RAUTENBERG, M. (1906). — Ueber *Pseudolestodon hexaspondylus*. *Palaeontographica*, Bd. 53, 1, p. 1-50, pl. I-VI, Stuttgart.
- RECHE, O. (1905). — Ueber eine neue Equidenart aus der Pampasformation. *Beitr. Pal. Geol. Oesterr.-Ung. Oriens*, Bd. 18, p. 225-241, pl. XXII, Vienne et Leipzig.
- REINHARDT, J. (1868). — Bone caves of Brazil and their animal Remains. *Amer. Journ. Sc.*, vol. 96, p. 264-265, n° 137, New Haven.
- (1875). — De i Brasiliens Knoglehuler fundne Glyptodont-Levninger og en ny, til de gravigrade

- Edentater hörende Slægt. *Vidensk. Medd. naturh. Foren.*, nº 9-15, p. 165-236, 1 fig., 1 pl. (Tab. IV), Copenhagen.
- REISS, W. (1883). — Ueber eine fossile Säugethier-Fauna von Punin bei Riobamba in Ecuador. I: Die geologischen Verhältnisse der Fundstellen fossiler Säugethier-Knochen in Ecuador. *Palaeont. Abhandl.*, Bd. 1, 2, p. 41-56 = 3-18 du tiré à part, Berlin.
- REVILLIOD, P. (1926). — Étude critique sur les genres de Canidés quaternaires sud-américains et description d'un crâne de *Palaeocyon*. *Mém. Soc. pal. suisse*, vol. 46, p. 1-14, pl. I-II, Genève.
- (1931). — Sur un *Mastodon* de Bolivie. *Ibid.*, vol. 51, p. 1-21, pl. I-II, 9 fig., Bâle.
- ROTH, S. (1899). — Descripción de los restos encontrados en la caverna de Última Esperanza. *Rev. Mus. La Plata*, t. 9, p. 421-453, pl. II-V, La Plata.
- (1911 a). — Eine neue Gattung der Familie *Megatheridae*. *Wiss. Veröff. Ver. Erdkunde*, Bd. 7, p. 189-204, 2 pl., Leipzig.
- (1911 b). — Un nuevo género de la familia *Megatheridae*. *Rev. Mus. La Plata*, t. 18, p. 7-21, 8 fig., Buenos Aires.
- (1927). — La diferenciación del sistema dentario en los Ungulados, Notungulados y Primates. *Ibid.*, t. 30, p. 171-255, 13 pl.
- ROVERETO, C. (1914). — Los estratos araucanos y sus fósiles. *An. Mus. Nac. Hist. Nat. Buenos Aires*, t. 25, p. 1-250, p. 1-31, 92 fig., Buenos Aires.
- RUSCONI, C. (1930). — Nueva especie de *Palaeolama* del Pleistoceno argentino, «*Palaeolama brevirostris*, n. sp.». *Rev. Chil. Hist. Nat.*, t. 34, p. 338-345, pl. IX, Santiago.
- (1931 a). — La presencia del género *Palaeolama* en los yacimientos pleistocénicos de la provincia de Santa Fe. *Publ. Mus. Fl. Ameghino*, p. 1-16, fig. 1-5, pl. I-II, Santa Fe.
- (1931 b). — La dentadura de *Palaeolama* en relación a la de otros Camélidos. *Rev. Medic. Veter.*, vol. 13, nº 6, p. 250-273, fig. 1-10, Buenos Aires.
- (1933 a). — Nuevas especies de Mamíferos terciarios procedentes del piso chapadmalense (Plioceno medio). *An. Soc. Cient. Arg.*, t. 115, p. 101-111, 3 fig.
- (1933 b). — Apuntes preliminares sobre las arenas puelchenses y su fauna. *Ibid.*, t. 116, p. 169-193, 8 fig., Buenos Aires.
- (1934 a). — Tercera noticia sobre los vertebrados fósiles de las arenas puelchenses de Villa Ballester. *Ibid.*, t. 117, p. 19-37, fig. 1-6.
- (1934 b). — Sexta noticia sobre los vertebrados fósiles del puelchense de Villa Ballester. *Ibid.*, t. 117, p. 177-186, fig. 1-7.
- (1934 c). — Sobre la dentadura superior de algunos carpinchos extinguidos (*Rodentia*). *Bol. Pal. Buenos Aires*, t. 3, p. 3-6, Buenos Aires.
- (1935). — Tres nuevas especies de mamíferos del puelchense de Villa Ballester. *Ibid.*, t. 5, p. 1-4.
- (1936). — El carpincho más grande del mundo. *Rev. Geogr. Amer.*, vol. 5, nº 29, p. 131-135, 3 fig., Buenos Aires.
- (1938). — Sobre ejemplares juveniles del género «*Scelidotherium*». *An. Soc. cient. arg.*, t. 126, p. 33-40, 5 fig., Buenos Aires.
- (1939). — El premolar inferior de los grandes carpinchos extinguidos. *Ibid.*, t. 128, p. 233-239, fig. 1-10.
- (1945). — Nueva especie de *Megaterio* de Mendoza. *Bol. Soc. Geol. Perú*, t. 18, tiré à part, p. 1-9, fig. 1-3, Lima.
- SAUER, W. (1943). — Memoria explicativa del mapa geológico de Quito, 42 p., 2 cartes, Quito.
- (1950). — Contribuciones para el conocimiento del Cuaternario en el Ecuador. *An. Univ. Cent.*, t. 77, nº 328 (daté 1949, publ. 1950), p. 326-364, 16 pl., Quito; tiré à part, 40 p., 16 pl., Quito, 1950.
- SCHÄUB, S. (1935). — Säugetierfunde aus Venezuela und Trinidad. *Mém. Soc. pal. suisse*, vol. 55, p. 1-21, 3 fig., 2 pl., Bâle.
- (1950). — Ueber einen weiteren Fund von *Megatherium* (?*Paramegatherium*) *Rusconii* SCHÄUB aus Venezuela. *Verh. Naturf. Ges.*, Bd. 61, p. 1-6, 1 fig., Bâle.
- SCOTT, W. B. (1937). — A history of land Mammals in the Western Hemisphere (rev. ed.), in-8°, xiv + 786 p., 420 fig., New York, Macmillan.
- SEFVE, I. (1910). — *Hyperhippidium*, eine neue süd-amerikanische Pferdegattung. *Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl.*, Bd. 46, Nº 2, 43 p., 6 pl., Upsala et Stockholm.

- SEFVE, I. (1912). — Die fossilen Pferde Südamerikas. *Ibid.*, Bd. 48, n° 6, p. 1-186, 32 fig., 3 pl.
- (1915 a). — Ueber einen *Scelidotherium* Schädel aus Tarija, Bolivia. *Ibid.*, Bd. 53, n° 4, p. 1-12, pl. I-II.
- (1915 b). — *Scelidotherium*-Reste aus Ulloma, Bolivia. *Bull. geol. Inst. Univ. Upsala*, vol. 13, p. 61-92, 5 fig., pl. 10-14, Upsala.
- SIMPSON, G. G. (1930). — Additions to the Pleistocene of Florida. *Amer. Mus. Novit.*, n° 406, p. 1-14, fig. 1-7, New York.
- (1931). — A New Classification of Mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 59, art. 5, p. 259-293, New York.
- (1941). — Large Pleistocene Felines of North America. *Amer. Mus. Novit.*, n° 1136, p. 1-27, fig. 1-11, New York.
- (1945). — The Principles of Classification and a Classification of Mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 85, xvi + 350 p., New York.
- (1950). — On the Status of the name *Neohippus* ABEL (excerpt from letter). In HOFFSTETTER, R. (1950 a), p. 449-451, Quito.
- SIMPSON, G. G. et A. ROE (1939). — Quantitative Zoology. Numerical Concepts and Methods in the Study of Recent and Fossil Animals, xviii + 414 p., 52 fig., New York et Londres, Mc Graw Hill.
- SPILLMANN, F. (1928). — Voir ANONYMES (1928 a-e).
- (1929 a). — Das letzte Mastodon von Südamerika. *Natur und Museum*, Bd. 59, 2, p. 119-123, 4 fig., Francfort s. M.
- (1929 b). — Das südamerikanische Mastodon als Zeitgenosse des Menschen majoiden Kulturkreises. *Palaeont. Zeitschr.*, Bd. 11, 2, p. 170-177, 4 fig., Berlin.
- (1931). — Die Säugetiere Ecuadors im Wandel der Zeit (I. Teil), in-8°, 112 p., 25 pl., Quito (Univ. Centr.).
- (1938). — Die fossilen Pferde Ekuadors der Gattung *Neohippus*. *Palaeobiologica*, Bd. 6, p. 372-393, 1 fig., Vienne.
- (1941). — Ueber einen neuen hydrochoeren Riesennager aus dem Pleistozän von Ekuador. *Journ. Geol. Soc. Japan*, vol. 48, n° 571, p. 196-201, 1 fig., Tokyo.
- (1942). — Contribución al conocimiento de fósiles nuevos de la avifauna Ecuatoriana en el Pleistoceno de Santa Elena. *Proc. 8th Amer. Sc. Congr.*, vol. 4, p. 375-389, 9 fig., Washington.
- (1948). — Beiträge zur Kenntnis eines neuen gravigraden Riesensteppentieres (*Eremotherium carolinense* gen. et sp. nov.), seines Lebensraumes und seiner Lebensweise. *Palaeobiologica*, Bd. 8, p. 231-279, 12 fig., 2 pl., Vienne.
- STIRTON, R. A. et W. K. GEALEY (1949). — Reconnaissance geology and Vertebrate paleontology of El Salvador, Central America. *Bull. geol. Soc. Amer.*, vol. 60, p. 1731-1753, 2 pl., 11 fig., Rochester.
- STOCK, Ch. (1925). — Cenozoic Gravigrad Edentates of Western North America with special reference to the Pleistocene *Megalonychinae* and *Mylodontinae* of Rancho La Brea. *Carnegie Inst. Washington, Publ.* 331, xiii + 206 p., 120 fig., 47 pl., Washington.
- SULLIVAN, L. R. et M. HELLMAN (1925). — The Punin Calvarium. *Anthrop. Pap. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 23, pt. 7, p. 309-337, fig. 1-9, New York.
- TROUESSART, E.-L. (1898-1899). — Catalogus mammalium, tam viventium quam fossilium, p. 1-1469, Berlin, Friedländer.
- (1904-05). — Catalogus mammalium tam viventium quam fossilium. Quinquennale Supplementum, p. 1-929, Berlin, Friedländer.
- (1911). — Mammifères de la Mission de l'Équateur, d'après les collections formées par le D^r RIVET. *Miss. Serv. Géogr. Armée, Mes. arc méridien*, 1899-1906, t. 9, Zoologie, fasc. 1, p. A1-A32, pl. 1-8, Paris.
- UHLE, M. (1930). — Späte Mastodonten in Ecuador. *Proc. 23d Internat. Cong. Americanists*, sept. 1928, p. 247-258, 10 fig. (tiré à part).
- VIDAL, N. (1946). — Contribuição ao conhecimento da Paleontologia do Nordeste brasileiro. Notícia sobre a descoberta de Vertebrados Pleistocênicos no Município de Pesqueira, em Pernambuco. *Bol. Mus. Nac. (n. s.), Geologia*, t. 6, 15 p., 2 croquis, 19 pl., Rio de Janeiro.
- WAGNER, A. (1860). — Ueber fossile Säugethierknochen am Chimborasso. *Sitz. koen. bayer. Ak. Wiss. München*, p. 330-338, Munich.
- WEBER, M. (1928). — Die Säugetiere. 2. Aufl., 2 vol. in-8°, xxiv + 398 p., 573 fig., Iena, Fischer.

- WEDDELL, H. A. (1851). — Voyage dans le Sud de la Bolivie. In F. DE CASTELNAU : Expédition dans les parties centrales de l'Amérique du Sud, I, 6, 432 p. et une carte, Paris, P. Bertrand.
- WHITE, T. E. (1941). — An additional Record of *Megatherium* from the Pliocene of Florida. *Proc. New England Zoöl. Club*, vol. 19, p. 3-7, 1 pl., Cambridge.
- WINGE, H. (1888). — Jordfundne og nulevende Gnavere (*Rodentia*) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. *E Museo Lundii*, vol. I (I, 3), p. 1-200, 8 pl. (résumé en français, p. 179-200), Copenhague.
- (1893 a). — Jordfundne og nulevende Flagermus (*Chiroptera*) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. *Ibid.*, vol. II (II, 1), p. 1-92, 2 pl. (résumé en français, p. 67-92).
- (1893 b). — Jordfundne og nulevende Pungdyr (*Marsupialia*) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. *Ibid.*, vol. II (II, 2), p. 1-149, 4 pl. (résumé en français, p. 134-149).
- (1896 a). — Jordfundne og nulevende Aber (*Primates*), fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. *Ibid.*, vol. III (II, 3), p. 1-57, 2 pl. (résumé en français, p. 47-57).
- (1896 b). — Jordfundne og nulevende Rovdyr (*Carnivora*) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. *Ibid.*, vol. III (II-4), p. 1-103, pl. I-VIII (résumé en français, p. 105-130).
- (1906). — Jordfundne og nulevende Hovdyr (*Ungulata*) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. *Ibid.*, vol. IV (III, 1), 239 p., 9 pl.
- (1915). — Jordfundne og nulevende Gumlere (*Edentata*) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. *Ibid.*, vol. V (III, 2), p. 1-321, 9 pl.
- WOLF, T. (1875). — Geognostische Mittheilungen aus Ecuador. 4 : Kritische Zusammenstellung der in Ecuador stattgefundenen Vulkan-Ausbrüche und Erdleben seit der Zeit der Conquista. *Neues Jahrb. Min., Geol., Pal.*, p. 152-170, Stuttgart.
- (1892). — Geografía y Geología del Ecuador, 672 p., 44 fig., 12 pl., 3 + 2 cartes, Leipzig.
- ZITTEL, K. A. von (1891-1893). — Handbuch der Palaeontologie, Palaeozoologie, IV : *Vertebrata (Mammalia)*, 799 p., 590 fig., Munich et Leipzig, R. Oldenbourg.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
AVANT-PROPOS.....	5
Abréviations.....	8
HISTORIQUE.....	10
LES GISEMENTS ET LEUR FAUNE.....	21
LA RÉGION INTERANDINE.....	21
La cangahua.....	22
Subdivisions du Quaternaire andin.....	22
Les gisements de la région interandine.....	26
Faune des gisements andins.....	29
La faune postglaciaire.....	29
La faune puninienne (3 ^e Interglaciaire).....	32
La faune chichéenne (probt. 2 ^e Interglaciaire).....	34
Faunes de niveaux indéterminés.....	35
LA RÉGION LITTORALE.....	36
Le gisement de La Carolina.....	37
La faune carolinienne (Pléistocène supérieur).....	39
Les autres gisements de la zone littorale.....	41
LA RÉGION AMAZONIENNE.....	42
DESCRIPTION DE LA FAUNE.....	44
MARSUPIAUX.....	44
<i>Didelphidarum</i> gen. et sp. indet.....	44
INSECTIVORES.....	45
CHÉIROPTÈRES.....	45
PRIMATES.....	45
ÉDENTÉS.....	47
I. PILOSA.....	48
A. MEGALONYCHIDAE.....	48
<i>Megalonychidarum</i> gen. et sp. indet.....	49
B. MEGATHERIIDAE.....	49
Le genre <i>Eremotherium</i> SPILLMANN.....	52
<i>Eremotherium carolinense</i> SPILLMANN.....	56
<i>Eremotherium elenense</i> (HOFFSTETTER).....	70
Les Mégathéridés du couloir interandin de l'Équateur.....	74
Les Mégathéridés de la partie équatorienne du bassin amazonien.....	75
Conclusion.....	75
C. MYLODONTIDAE MYLODONTINAE.....	77
Divisions génériques et subgénériques des Mylodontinés pléistocènes.....	77
<i>Glossotherium</i> (<i>Glossotherium</i>) <i>tropicorum</i> sp. nov.....	80
<i>Glossotherium</i> (? <i>Glossotherium</i>) sp.....	84
<i>Glossotherium</i> (<i>Oreomyodon</i>) <i>Wegneri</i> (SPILLMANN).....	84

D. MYLODONTINAE SCOLIDOTHERIINAE.....	103
<i>Scelidotherium</i> (? <i>Scelidodon</i>) <i>Reyesi</i> sp. nov.....	106
II. CINGULATA.....	114
A. DASYPODIDAE DASYPODINAE.....	114
Le genre <i>Propaopus</i> AMEGHINO.....	114
<i>Propaopus magnus</i> (WOLF).....	115
B. DASYPODIDAE CHLAMYTHERIINAE.....	117
Le genre <i>Chlamytherium</i> LUND.....	118
<i>Chlamytherium occidentale</i> sp. nov.....	119
LAGOMORPHES.....	122
RONGEURS.....	123
CRICETIDAE.....	123
ECHIMYIDAE.....	124
<i>Proechimys</i> sp.....	124
CAPROMYIDAE.....	124
<i>Drytomomys aequatorialis</i> ANTHONY.....	124
HYDROCHOERIDAE.....	125
Le genre <i>Nechoerus</i> HAY.....	126
<i>Nechoerus</i> (<i>Nechoerus</i>) <i>Sirasakae</i> (SPILLMANN).....	127
CARNIVORES.....	132
CANIDAE CANINAE.....	132
<i>Dusicyon</i> (<i>Dusicyon</i>) <i>Sechurae</i> (THOMAS) subsp. <i>elenensis</i> nov.....	134
<i>Dusicyon</i> (<i>Dusicyon</i>) <i>culpaeus</i> (MOLINA) subsp. cf. <i>Riveti</i> (TROUESSART).....	138
<i>Dusicyon</i> (<i>Dusicyon</i>) sp.....	139
CANIDAE SIMOCYONINAE.....	140
Le genre <i>Protocyon</i> GIEBEL.....	140
<i>Protocyon Orcesi</i> sp. nov.....	141
FELIDAE FELINAE.....	144
Le genre <i>Felis</i> LINNÉ, sous-genre <i>Puma</i> JARDINE.....	145
<i>Felis</i> (<i>Puma</i>) <i>platensis</i> AMEGHINO.....	147
Le genre <i>Panthera</i> OKEN, sous-genre <i>Jaguarius</i> SEVERTZOW.....	157
<i>Panthera</i> (<i>Jaguarius</i>) <i>onca</i> (LINNÉ) subsp. <i>andina</i> nov.....	158
FELIDAE MACHAIRODONTINAE.....	162
Le genre <i>Smilodon</i> LUND.....	162
<i>Smilodon</i> sp.....	165
MASTODONTES.....	174
Les types de Cuvier et leur interprétation.....	174
La classification des Mastodontes sud-américains.....	180
Le genre <i>Cuvieronius</i> OSBORN.....	185
<i>Cuvieronius hyodon</i> (FISCHER).....	186
Le genre <i>Haplomastodon</i> HOFFSTETTER.....	191
Sous-genre <i>Haplomastodon</i> HOFFSTETTER.....	192
<i>Haplomastodon</i> (<i>Haplomastodon</i>) <i>Chimborazi</i> (PROAÑO).....	192
Sous-genre <i>Aleamastodon</i> nov.....	208
<i>Haplomastodon</i> (<i>Aleamastodon</i>) <i>guayasensis</i> sp. nov.....	208
Le genre <i>Stegomastodon</i> POHLIG.....	218
Sous-genre <i>Stegomastodon</i> POHLIG.....	219
Sous-genre non dénommé de <i>Stegomastodon</i>	222
Sous-genre (ou genre ?) <i>Notiomastodon</i> CABRERA.....	223

Mastodontes indéterminés de l'Équateur.....	223
Espèce A, du Chichéen des Andes équatoriennes.....	223
Espèce B, du Carolinien de la Côte Pacifique.....	224
Espèce C, du bassin amazonien (Haut-Napo).....	224
Rapports phylogéniques des Mastodontes sud-américains.....	225
ÉQUIDÉS.....	228
Le genre <i>Hippidion</i> OWEN.....	229
Le genre <i>Onohippidium</i> MORENO.....	230
<i>Onohippidium</i> sp.....	231
Le genre <i>Equus</i> LINNÉ.....	232
Sous-genre <i>Amerhippus</i> HOFFSTETTER.....	233
<i>Equus</i> (<i>Amerhippus</i>) <i>Andium</i> WAGNER-BRANCO.....	245
<i>Equus</i> (<i>Amerhippus</i>) <i>Santae-Elenae</i> (SPILLMANN).....	286
<i>Equus</i> (<i>Amerhippus</i>) <i>Martinei</i> (SPILLMANN).....	301
Séparation spécifique des <i>Amerhippus</i> sud-américains.....	308
TAPIRS.....	313
SUIFORMES.....	313
CAMÉLIDÉS.....	314
Le genre <i>Palaeolama</i> P. GERVAIS.....	316
Le génotype de <i>Palaeolama</i>	316
Les espèces de <i>Palaeolama</i>	317
Caractères du genre <i>Palaeolama</i>	320
<i>Palaeolama</i> <i>Reissi</i> (BRANCO).....	322
<i>Palaeolama</i> sp.....	339
<i>Palaeolama aequatorialis</i> sp. nov.....	339
<i>Palaeolama crassa</i> sp. nov.....	343
Séparation des espèces de <i>Palaeolama</i>	344
CERVIDÉS.....	347
Le genre <i>Odocoileus</i> RAFINESQUE.....	347
<i>Odocoileus peruvianus</i> (GRAY) subsp. cf. <i>ustus</i> TROUESSART.....	349
<i>Odocoileus Salinae</i> (FRICK).....	357
Le genre <i>Hippocamelus</i> LEUCKART.....	360
? <i>Hippocamelus</i> sp.....	361
Le genre <i>Agalmaceros</i> nov.....	361
<i>Agalmaceros Blicki</i> (FRICK).....	362
Autres espèces d' <i>Agalmaceros</i>	367
Le genre <i>Mazama</i> RAFINESQUE.....	368
<i>Mazama</i> cf. <i>rufina</i> (PUCHERAN).....	369
<i>Mazama</i> sp.....	369
Le genre <i>Pudu</i> GRAY.....	369
CONCLUSIONS.....	370
BIBLIOGRAPHIE.....	377

DEUXIÈME THÈSE

TRAITS GÉOLOGIQUES GÉNÉRAUX DU TERRITOIRE DE LA RÉPUBLIQUE DE L'ÉQUATEUR

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 6 novembre 1950,
Le Doyen de la Faculté des Sciences,
A. CHATELET.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,
JEAN SARRAILH.

IMPRIMERIE PROTAT FRÈRES, MAÇON.

Décembre 1952. — N° imprimeur : 5633. N° éditeur : 99. — Dépôt légal : 1^{er} trimestre 1953.



MÉMOIRE N° 66

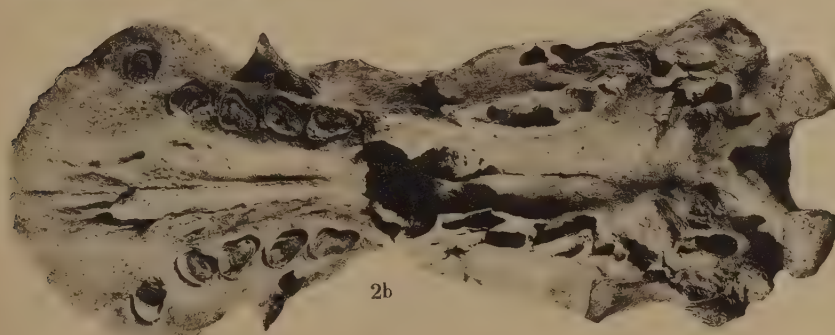
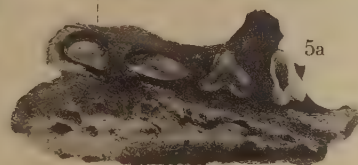
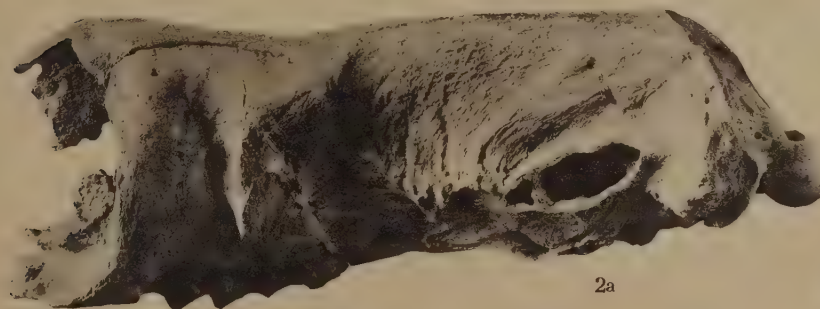
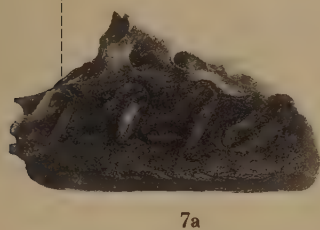
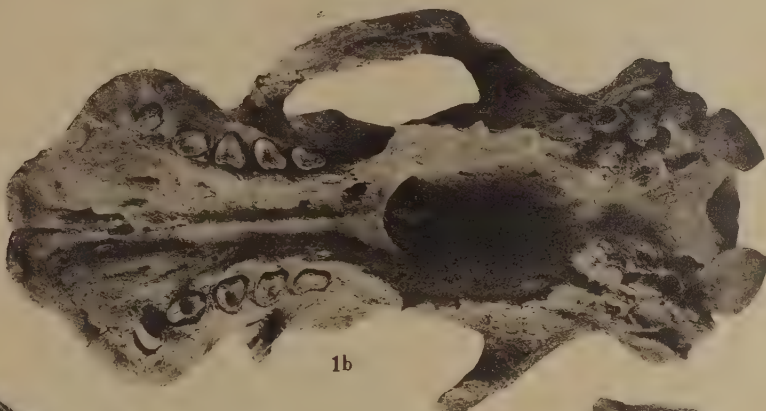
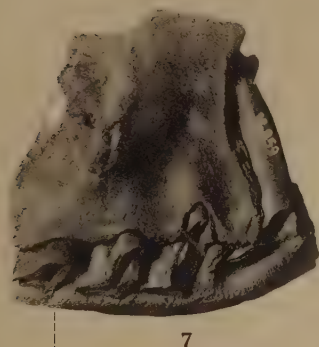
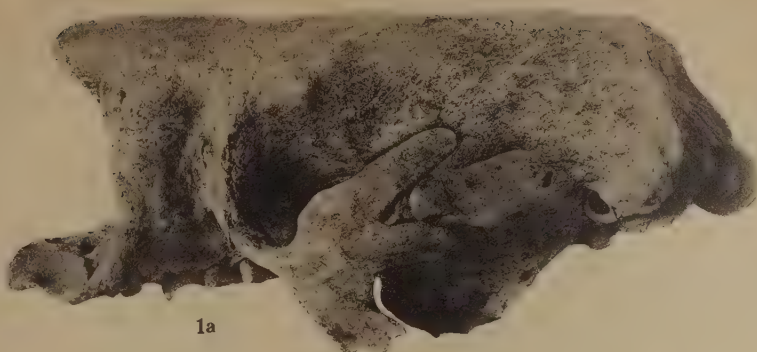
PLANCHE I

- FIG. 1, 1 a. — Didelphidé, gen. et sp. indet. EPN, omoplate gauche. Carolinien de La Carolina (Guayas). Coll. Hoffstetter.
× 1 environ.
- FIG. 2, 2 a. — *Didelphis Azarae* TSCHUDI, EPN, E. 1, omoplate gauche. Faune actuelle. Andes de l'Équateur. × 1 environ.
- FIG. 3 à 8. — Mégalonychidé, gen. et sp. indet. EPN, Carolinien de La Carolina (Guayas). Coll. Hoffstetter, Spillmann.
× 1/2 environ.
- 3 à 6 : V. 1217, 1216, 1213, 1215, dents supérieures.
- 7, 7 a, 8 : V. 769, 770, phalanges unguéales.
- FIG. 9, 10. — *Scelidotherium* (? *Scelidodon*) *Reyesi* nov. sp. EPN, V. 854, 860, mandibules juvéniles incomplètes, faces externe et interne. Carolinien de La Carolina (Guayas). Coll. Spillmann, Hoffstetter. × 1/3 environ.
- FIG. 11, 11 a, 11 b, 11 c. — *Eremotherium carolinense* SPILLM. EPN, V. 1508, hypotype, moulage du crâne restauré par G. E. Lewis (PMYU), vues supérieure, latérale, inférieure et antérieure. Pléistocène, Engabao de Chanduy (Guayas). Coll. Landes. × 1/6 environ.

MÉMOIRE N° 66

PLANCHE II

- FIG. 1, 2. — *Glossotherium (Oreomyodon) Wegneri* (SPILLM.). EPN, crânes, vues frontales, latérales et inférieures. Puni-
nien de la Sierra équatorienne.
1, 1 a, 1 b : V. 120, partie du néotype. S. de La Cocha, Alangasi (Pichincha). Coll. Hoffstetter. $\times 1/4$ environ.
2, 2 a, 2 b : V. 107, Valeltul, Punín (Chimborazo). Coll. S. Haro. $\times 3/10$ environ.
- FIG. 3. — *Glossotherium* (? *Glossotherium*) sp. EPN, V. 1219, M₃ gauche, face occlusale. Pléistocène, île de Puná (Guayas).
Coll. Spillmann. $\times 1/2$ environ.
- FIG. 4 à 6. — *Glossotherium (Glossotherium) tropicorum* nov. sp. EPN, holotype et paratypes. Carolinien de La Carolina
(Guayas). Coll. Hoffstetter, Spillmann. $\times 3/10$ environ.
4 : V. 1226, caniniforme inférieure droite.
5, 5 a : V. 1230, type, maxillaire supérieur gauche incomplet, faces externe et inférieure.
6 : V. 1229, branche mandibulaire droite incomplète, face occlusale.
- FIG. 7, 7 a. — *Scelidothorium* (? *Scelidodon*) *Reyes* nov. sp. EPN, V. 859, paratype, maxillaire droit incomplet, avec M¹-
M⁴, faces externe et inférieure. Carolinien de La Carolina (Guayas). $\times 1/2$ environ.





MÉMOIRE N° 66

PLANCHE III

FIG. 1. — *Propraopus* sp. EPN, V. 1222, branche mandibulaire droite, face interne. Pléistocène de l'Équateur (Punin ?). Coll. UC. $\times 0,55$.

FIG. 2 à 10. — *Propraopus magnus* (WOLF). EPN, V. 1221, parties du type. Puninien de Punin (Chimborazo). Coll. Wolf. $\times 0,55$.

- | | |
|--|---------------------------------------|
| 2 : extrémité distale de l'humérus droit. | 6 : éléments du pied gauche. |
| 3 : métacarpiens II et III gauches. | 7 : éléments du pied droit. |
| 4 : métacarpien et 1 ^{re} phalange du doigt II droit. | 8, 9 : empreintes de plaques mobiles. |
| 5 : phalanges 2 et 3 du doigt droit antérieur. | 10 : empreintes de plaques fixes. |

FIG. 11 à 13. — *Propraopus magnus* (WOLF). EPN, plaques de la carapace. Pléistocène de la Sierrade l'Équateur. $\times 0,55$.

11 : V. 1056, plaque fixe. Provenance inconnue (Punin ?). Coll. Spillmann.

12, 13 : V. 2001, une plaque mobile et une semi-mobile. Q. Colorada, Punin (Chimborazo), Coll. Reyes.

FIG. 14 à 29. — *Chlamytherium occidentale* nov. sp. EPN, holotype et paratypes. Carolinien de La Carolina (Guayas). Coll. Spillmann, Hoffstetter, etc.

- | | |
|---|--|
| 14 : V. 1117, type, maxillaire droit, face latérale.
$\times 0,55$. | 18 à 21 : V. 1166, 1165, 1164, 1063, plaques mobiles
et semi-mobiles. $\times 1/3$ environ. |
| 15, 15 a : V. 1085, atlas, faces postérieure et dorsale.
$\times 0,55$. | 22 à 24 : V. 1175, 1046, 1163, plaques fixes des bou-
cliers. $\times 2/5$ environ. |
| 16 : V. 1113, métatarsien II gauche, face dorsale.
$\times 0,55$. | 25 à 27 : V. 1111, 1066, 1110, plaques marginales
des boucliers. $\times 3/5$. |
| 17 : V. 1170, plaque mobile. $\times 0,55$. | 28, 29 : V. 1107, 1105, plaques caudales. $\times 3/5$. |

FIG. 30. — *Chlamytherium* cf. *Humboldti* LUND. MPP, 1950. 13-4, plaque mobile. Pléistocène ancien de Tarija (Bolivie). $\times 0,55$. (Comparer avec la fig. 17, même échelle).

FIG. 31 à 38. — *Neochoerus* (*Neochoerus*) *Shirasakae* (SPILLM.). EPN, holotype et hypotypes. Carolinien de La Carolina (Guayas). Coll. Spillmann, Hoffstetter. $\times 0,55$.

- | | |
|--|--|
| 31 : V. 1120, type, branche mandibulaire gauche. | 34 : V. 1205, métatarsien II droit. |
| 32 : V. 716, fragment distal d'humérus droit. | 35 : V. 721, calcanéum droit. |
| 33 : V. 724, épiphyse distale de fémur droit. | 36 à 38 : V. 1080, 1100, 1082, diverses phalanges. |

MÉMOIRE N° 66

PLANCHE IV.

FIG. 1 à 3. — *Dusicyon* (*Dusicyon*) *Sechurae Sechurae* (THOMAS). Crâne et branche mandibulaire gauche. Faune actuelle, El Oro (Équateur). $\times 2/3$.

FIG. 4 à 25. — *Dusicyon* (*Dusicyon*) *Sechurae elenensis* nov. subsp. EPN, holotype et paratypes. Carolinien de La Carolina (Guayas). Coll. Spillmann, Hoffstetter. $\times 2/3$ environ.

4 : V. 3042, type, boîte crânienne.

5 : V. 3043, occipital.

6 : V. 3055, P⁴-M¹-M² droites.

7, 8 : V. 2926, 2933, mandibules gauches.

9, 10, 11 : V. 3100, 3101, 3102, atlas, axis, 3^e vert. cerv., face dorsale.

12 : V. 3112, sacrum, face ventrale.

13 : V. 3140, omoplate droite.

14 : V. 3146, humérus droit.

15 : V. 3166, radius gauche.

16, 17 : V. 3186, 3189, cubitus gauches.

18 : V. 3257, 3269, 3291, 3307, métacarpiens II-V gauches.

19 : V. 3200, demi-bassin droit.

20, 21 : V. 3213, 3211, fémurs, face postérieure.

22 : V. 3232, tibia gauche, face postérieure.

23, 24 : V. 3397, 3384, astragale et calcaneum.

25 : V. 3325, 3346, 3355, 3369, métatarsiens II-V gauches.

FIG. 26 à 37. — *Protocyon Orcesi* nov. sp. EPN, holotype et paratypes. Carolinien de La Carolina (Guayas). Coll. Spillmann, Hoffstetter. $\times 7/10$ environ.

26, 26 a : V. 2871, type, branche mandibulaire gauche, faces externe et occlusale.

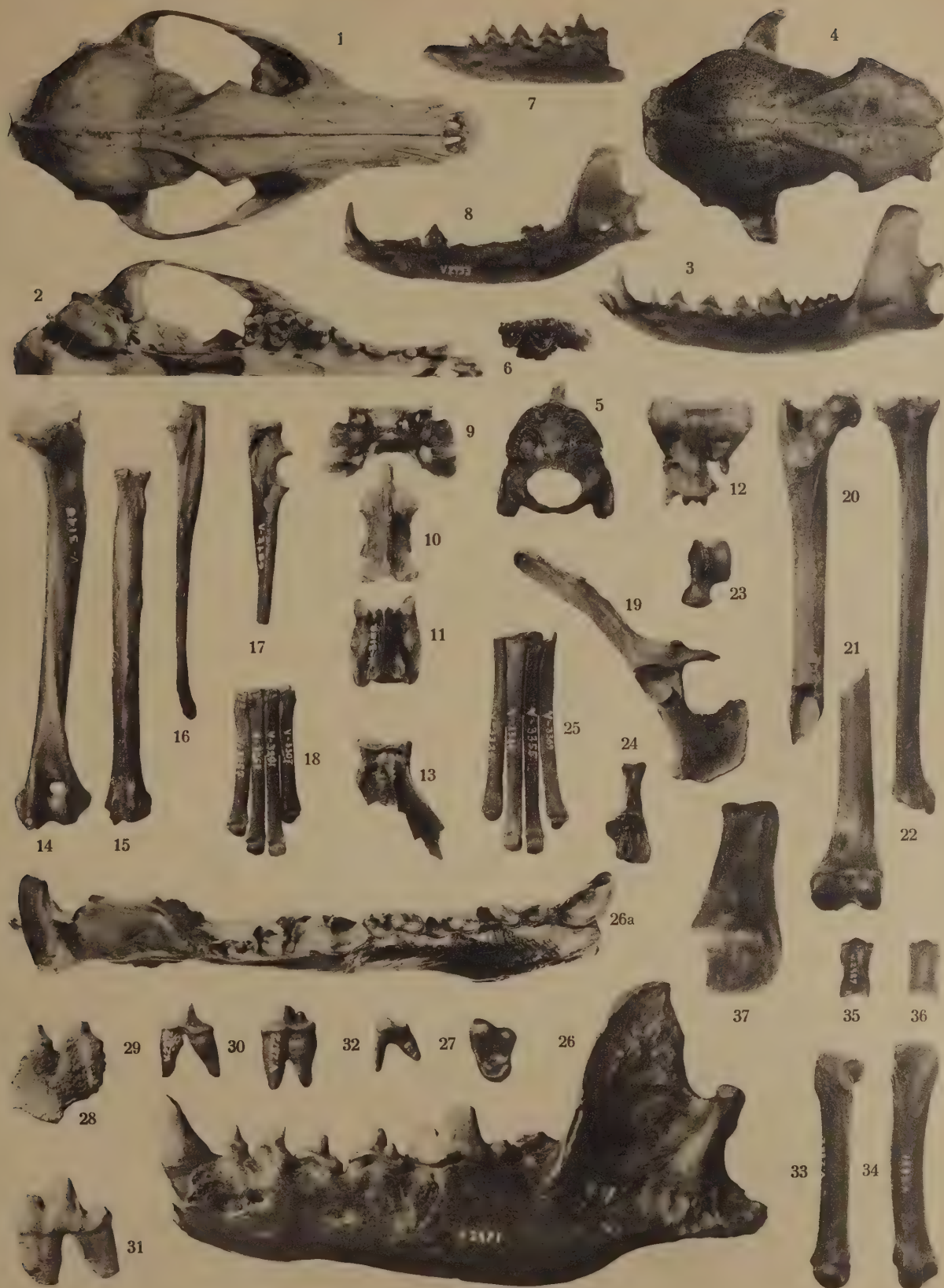
27 : V. 2877, M¹ gauche, face occlusale.

28 à 32 : V. 2872 et 2873, P₁, P₂, P₃, P₄, M₁, M₂ droites, face interne.

33, 34 : V. 2881, 2882, deux métacarpiens V droits.

35, 36 : V. 2887, 2888, deux phalanges moyennes.

37 : V. 2884, calcaneum droit.





MÉMOIRE N° 66

PLANCHE V

- FIG. 1, 1 a, 1 b. — *Dusicyon (Dusicyon) culpaeus* (MOLINA) subsp. *Riveti* (TROUESSART). EPN, E. 14; crâne et mandibule $\times 1/2$; palais et dentition supérieure $\times 1$. Faune actuelle, Cotopaxi (Andes équatoriennes). Coll. Hoffstetter.
- FIG. 2, 3. — *Dusicyon (Dusicyon) culpaeus* (MOLINA) subsp. cf. *Riveti* (TROUESSART). EPN, V. 2893, moulage du crâne et de la mandibule, coll. Lewis (PMYU). Puninien de Punín. (Chimborazo). $\times 1/2$.
- FIG. 4. — *Dusicyon (Dusicyon)* sp. EPN, V. 2892, dentition supérieure droite. Pléistocène de l'Équateur (Llano Chico?). Coll. Spillmann. $\times 1$.
- FIG. 5. — *Felis (Puma) platensis* AMEGH. EPN, V. 1440, crâne et mandibule, type de *Pristinofelis Chimborazi* SPILLM. Puninien de Chalán, Punín (Chimborazo). Coll. F. Spillmann, Blick et Falkenbach. $\times 1/2$ environ.
- FIG. 6, 6 a. — *Felis (Puma) ? platensis* AMEGH. EPN, V. 1439, fragment de mandibule droite avec dentition de lait, faces externe et interne. Carolinien de La Carolina. (Guayas). $\times 1$.
- FIG. 7. — *Felis (Puma) concolor* LINNÉ. EPN, E. 523, branche mandibulaire droite avec dentition de lait, face interne. Faune actuelle de l'Équateur. $\times 1$.
- FIG. 8. — *Smilodon* sp. EPN, V. 1191, Dp_a gauche, face externe. Carolinien de La Carolina (Guayas). $\times 1$.

MÉMOIRE N° 66

PLANCHE VI

FIG. 1. — *Smilodon* sp. EPN, V. 1507, crâne, vue dorsale perpendiculaire aux frontaux. Puninien, q. Grande, Punín (Chimborazo). Coll. Reyes. $\times 1/2$ environ.

FIG. 2 à 8. — *Smilodon* sp. EPN. Carolinien de la région de La Carolina (Guayas). Coll. Spillmann, Hoffstetter. $\times 1/2$ environ.

2 : V. 1186, prémaxillaires incomplets, vue frontale.

3 : V. 1187, fragment de maxillaire droit, avec P⁴.

4 : V. 1185, fragment de maxillaire gauche, avec P³-P⁴.

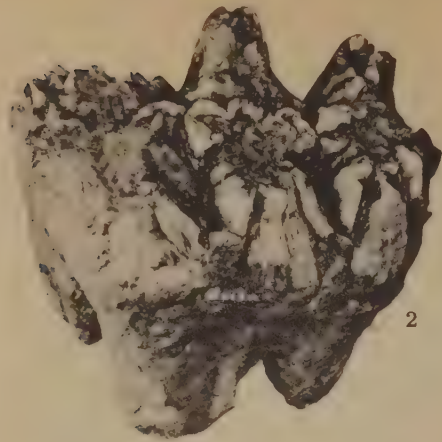
5 : V. 1186, prémaxillaire gauche, face latérale.

6 : V. 1182, canine supérieure droite.

7 : V. 1184, branche mandibulaire gauche, montrant l'alvéole de P₃.

8 : V. 1183, branche mandibulaire droite, sans P₂.





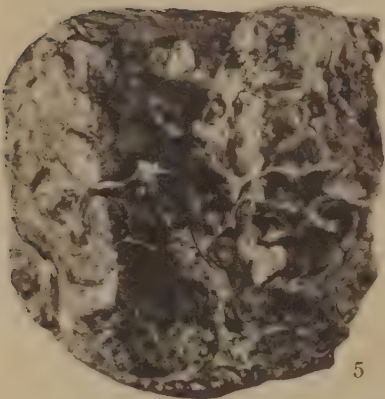
2



3



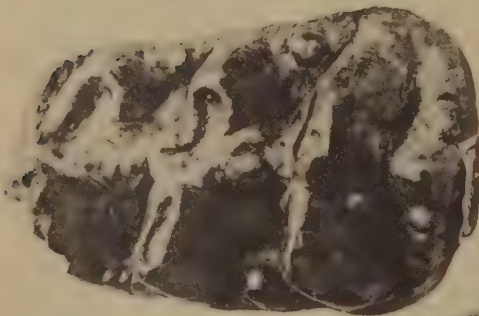
6



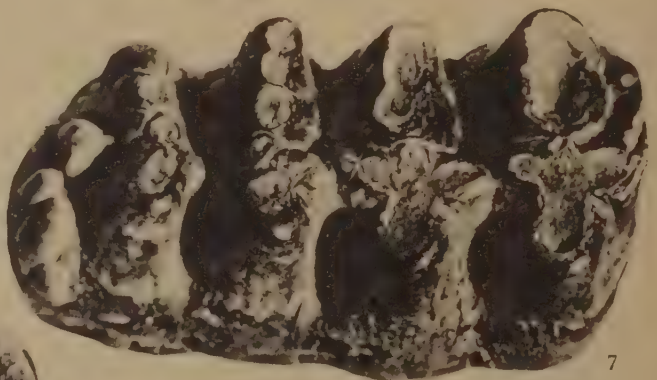
5



1



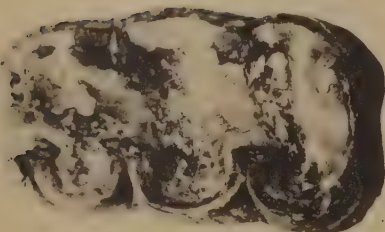
4



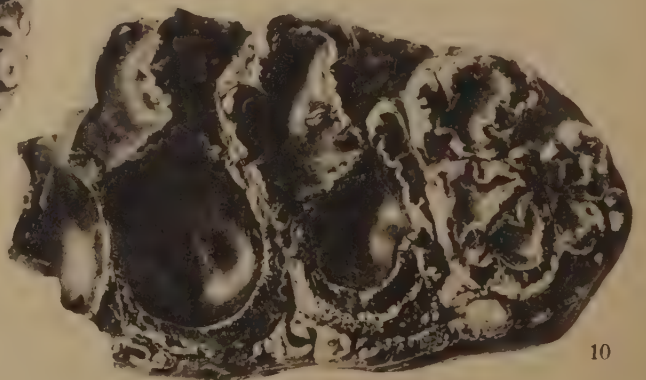
7



8



9



10

MÉMOIRE N° 66

PLANCHE VII

FIG. 1, 2. — *Cuvieronius hyodon* (FISCHER). Types de Cuvier, Coll. Humboldt. $\times 0,55$.

1 : MPP, AC. 1743, type du « Mastodonte humboldien » de Cuvier, Dp⁴ gauche. Pléistocène, « La Conception du Chili, par les 37° de latitude Sud ». (Génotype de *Cuvieronius*).

2 : MPP, AC. 1738, type du « Mastodonte des Cordilières » de Cuvier, M² gauche, Pléistocène, « Volcan d'Imbaburra, au royaume de Quito, à 1,200 toises de hauteur ». (Type de l'espèce *hyodon*).

FIG. 3, 4. — *Haplomastodon* (*Haplomastodon*) *Chimborazi* (PROAÑO), Puninien d'Alangasi (Pichincha), $\times 1/2$ environ.

3 : EPN, V. 3088, M₃ gauche vierge. Coll. Salazar (q. Callihuaico).

4 : UC, sans n°, M₂ droite, figurée par OSBORN [1936, fig. 552] comme M¹ droite de *Cuvieronius postremus*. Photo Spillmann.

FIG. 5. — ? *Stegomastodon* sp. (p. 221 du texte). UC, 87, fragment antérieur de M₃ gauche. Provenance inconnue. $\times 1/2$ environ.

FIG. 6 à 9. — *Haplomastodon* (*Aleamastodon*) *guayasensis* nov. sp. Carolinien de La Carolina (Guayas).

6 : EPN, V. 2010, partie du type, fragment de palais et molariformes supérieures (M², M³), Coll. H. et R. Hoffstetter, $\times 1/4$ environ.

7 : MMG, sans n°, M³ droite, usure en simples trèfles. $\times 1/2$ environ.

8 : MMG, sans n°, M₁ droite, usure en simples trèfles. $\times 1/2$ environ.

9 : MMG, sans n°, M₁ très usée. $\times 1/2$ environ.

FIG. 10. — Ananciné, gen. et sp. indet. (Espèce B du texte, p. 224). MMG, sans n°, M³ gauche incomplète. Pléistocène du Guayas (île de Puná ?). $\times 1/2$ environ.

MÉMOIRE N° 66

PLANCHE VIII

FIG. 1 à 3. — *Palaeolama Reissi* (BRANCO). Puninien de Punín (Chimborazo).

1 : PMYU, 5552, partie antérieure d'un crâne déformé, face latérale droite. Coll. Lewis. $\times 1/2$ environ.

2 : PMYU, 5552, partie antérieure d'une mandibule, face supérieure. Coll. Lewis. $\times 1/3$ environ. (Photos PMYU courtoisie du Dr J. T. Gregory).

3 : EPN, V. 1539, palais et dentition. Coll. Reyes (q. Grande). $\times 1/2$ environ.

FIG. 4 à 6. — *Agalmaceros Blicki* (FRICK). Puninien de la Sierra équatorienne.

4, 5 : F. AM, 28.250, type de *Blastocerus Blicki* FRICK, frontaux incomplets avec bois, faces latérale et frontale. Alan-gasí (Pichincha). Coll. Blick et Falkenbach. (Photo AM, courtoisie du Dr G. G. Simpson).

6 : EPN, V. 1820, boîte crânienne avec bois incomplets, vue frontale. Q. de Otón (Pichincha). Coll. Hoffstetter et Reyes. $\times 3/10$ environ.

FIG. 7 et 7 a. — *Agalmaceros tarijensis* nov. sp. (p. 368 du texte). MPP, 1950. 13-1, type, base de bois droit, faces interne et externe. Pléistocène ancien de Tarija (Bolivie). $\times 1/2$ environ.

FIG. 8, 9. — *Odocoileus peruvianus* (GRAY) subsp. cf. *ustus* TROUSSERT. EPN. Puninien de Chalán, Punín (Chimborazo). Coll. et photos Spillmann. $\times 1/4$ environ.

8 : V. 1422 (n° 164 cat. Spillm.), lectotype de *Palaeoodocoileus Abeli* SPILLM., boîte crânienne et bois incomplets, vue frontale.

9 : V. 3014 (n° 131 cat. Spillm.), lectotype de *Palaeoodocoileus gracilis* SPILLM., boîte crânienne et bois en partie restaurés, vue frontale.



